Pr 260 C 3
2 ex

ISBN 2-85653-012-5

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la terre
TOME XXXII

Joël MAHÉ

CRANIOMÉTRIE DES LÉMURIENS
ANALYSES MULTIVARIABLES-PHYLOGÉNIE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)
—
1976

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Pr 260 C 3

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Tome XXXII

CRANIOMÉTRIE DES LÉMURIENS
ANALYSES MULTIVARIABLES - PHYLOGÉNIE

par

Joël MAHÉ

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 4

INTRODUCTION 6

I. — LE MATÉRIEL CRANIOLOGIQUE 7

A. — Échantillonnage 7
B. — Les variables 8
1. — Choix des variables 8
2. — Nomenclature des variables 8
C. — Les méthodes de mesures 13
D. — Homogénéité des mesures 15
E. — Les données manquantes 15
F. — Codification 16
1. — Les observations 16
a) — Code général 16
b) — Code simplifié 18
2. — Les variables 18
3. — Les mesures 20
G. — Les fichiers 20
H. — Tableau de recensement des données 20

II. LES MÉTHODES D'ÉTUDE ET LE MATÉRIEL DE TRAITEMENT 29

A. — Les espaces multidimensionnels 29
1. — Tableau des observations 29
2. — Espace des variables — Espace des observations 29
B. — Pondération des observations et des variables 30
1. — Ensemble des mesures pour les observations et les variables 30
2. — Les pondérations 31
C. — Liaison entre profils et distances 32
D. — Principes des analyses factorielles 32
E. — Principes des classifications automatiques 41
1. — Classification et classement 41
2. — Variété des processus de classification 42
3. — Les classifications utilisées pour la craniologie des Lémuriens 43

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

F. — Étude des caractères évolutifs anatomiques et biologiques 46
G. — Le matériel de traitement.. 48

III. — CRANIOMÉTRIE DES LÉMURIENS 49
a) — Les Primates et la taxonomie des Lémuriens 49
b) — Principaux caractères des Lémuriens 51
c) — Découpage des Lémuriens pour l'analyse multivariable 55

I. — LES LORISIFORMES Gregory, 1915 56
A. — Les lorisidés 56
a) — Analyse typologique 56
1. — Analyse factorielle des correspondances 56
2. — Classification automatique par la variance. 63
b) — Interprétation phylogénétique 63
B. — Les Galagidés 73
a) — Analyses typologiques 73
1. — Analyse factorielle des correspondances 73
2. — Classification automatique par la variance 77
b) — Interprétation phylogénétique 78
C. — Les Lorisiformes, actuels et fossiles 90
C. 1 — Les Lorisiformes actuels 90
a) — Analyses typologiques 90
a. 1 — Les 8 variables orbitaires 91
1. — Analyse factorielle 91
2. — Classification automatique par la variance 92
a. 2 — Les variables du neurocrâne 93
1. — Analyse factorielle 93
2. — Classification automatique 96
a. 3 — Les 33 variables 96
1. — Analyse factorielle 96
2. — Classification automatique par la variance 101
b) — Analyse phylogénétique 101
C. 2. — Les Lorisiformes fossiles 105
a) — Les formes séparées des Lorisiformes 105
b) — Les Lorisiformes fossiles 106
C. 3. — Conclusion 110

II. — LES LÉMURIFORMES 111
A. — Les lémuridés 112
A. 1. — Les Lémurs Linné, 1758 113
a) — Analyses typologiques 113
a. 1. — Les 8 variables orbitaires 114
1. — Analyse factorielle des correspondances 114
2. — Classification automatique par la variance 115
a. 2. — Les variables du neurocrâne 116
1. — Analyse factorielle des correspondances 116
2. — Classification automatique par la variance 117
a. 3. — Les 33 variables du crâne 117
1. — Analyse factorielle des correspondances 117
2. — Classification automatique 119
b) — Étude phylogénétique 120
c) — Conclusion 130
A. 2 — Les Lémuridés 132
a) — Analyses typologiques 132

Source : MNHN, Paris

1. — Analyse factorielle des correspondances 132
2. — Classification automatique par la variance. 137
b) — Analyse phylogénétique 139
b. 1 — Les Cheirogaléinés 139
b. 2 — Les Lémurinés 155
c) — Conclusion 162
B. — Les Indrides et Daubentoniides actuels, les Lémuriformes subfossiles et fossiles 164
a) — Analyses typologiques 164
1. — Analyse factorielle des correspondances 164
2. — Classification automatique par la variance 169
b) — Analyse phylogénétique 171
b. 1 — Les Indridés actuels et leurs représentants subfossiles 171
b. 2 — *Neopropithecus* et *Mesopropithecus* 310
b. 3 — *Archaeoindris* et *Palaeopropithecus* 323
b. 4 — *Archaeolemur* et *Hadropithecus* 352
b. 5 — *Megaladapis* 378
b. 6 — *Daubentonia* 403
b. 7 — *Adapis* et les Adapidés s.l. éocènes 418
b. 8 — Plésiadapidés 439
b. 9 — Les autres Primates du début du Tertiaire 444
b. 10 — Conclusion 445
C. — Les Lemuriformes 448
a) — Analyses typologiques 448
1. — Analyse factorielle des correspondances 448
2. — Classification automatique par la variance 453
b) — Conclusions phylogénétiques 455
c) — Les gisements subfossiles de Madagascar et leur âge 457

III. — LES LÉMURIENS

a) — Analyses typologiques 460
a. 1 — 8 variables orbitaires 461
1. — Analyse factorielle des correspondances 461
2. — Classification automatique 464
a. 2 — 15 variables du neurocrâne 466
1. — Analyse factorielle 466
2. — Classification automatique 470
a. 3 — 33 variables 470
1. — Analyse factorielle des correspondances 470
2. — Classification automatique par la variance 480
b) — Analyse phylogénétique 482
b. 1. — Différenciation morpho-anatomique 482
b. 2. — Répartition dans le temps 485
b. 3. — Répartition dans l'espace 487
b. 4. — Évolution paléo-biogéographique 491

Conclusion

I. — Les Méthodes 512
II. — Phylogénie des Lémuriens 517

BIBLIOGRAPHIE 543

LISTE DES TABLEAUX 564

LISTE DES FIGURES 566

SOMMAIRE 572

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Chargé d'effectuer des fouilles dans la région de Majunga (Madagascar), j'ai été amené à découvrir la faune subfossile de la Grande Ile. Mon intérêt s'est porté ensuite sur la craniologie des Lémuriens subfossiles et le présent travail est consacré à l'étude craniométrique de l'ensemble des Lémuriens par des méthodes d'analyses multivariables. Au cours de ces recherches, Monsieur le Professeur J. P. Lehman, Directeur de l'Institut de Paléontologie du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, m'a toujours accordé sa confiance et, par ses précieux conseils et son aide bienveillante, m'a permis de mener ce travail à son terme. Je suis heureux de lui témoigner ici l'expression de ma profonde gratitude.

Monsieur le Professeur J. Piveteau, Membre de l'Institut, qui dirigea pendant longtemps le Laboratoire de Paléontologie et s'est intéressé au cerveau des Lémuriens subfossiles malgaches, a bien voulu présider le jury appelé à juger ce travail *. Je l'en remercie vivement.

Monsieur le Professeur Ch. Devillers, Directeur du Laboratoire d'Anatomie Comparée de l'Université Paris VII, en s'intéressant, au cours de ses divers séjours à Madagascar, à l'ensemble de la faune de la Grande Ile, m'a encouragé à poursuivre ces études et a largement contribué à réduire l'isolement qui constitue l'un des plus grands obstacles à la recherche outre-mer. Je lui en suis très reconnaissant.

Monsieur le Professeur R. Bauchot, (Paris VII), a bien voulu participer à l'analyse craniométrique de ce travail, en y apportant sa connaissance du cerveau des Lémuriens. Je lui en témoigne ma reconnaissance.

Le maniement de méthodes mathématiques complexes peut devenir, pour un paléontologiste, une opération aventureuse. Monsieur E. Lehman, Maître de Conférences à l'Université de Caen, m'a conseillé, guidé dans ce domaine et m'a en outre suggéré des extensions possibles à ces recherches. C'est bien sincèrement que je lui exprime ma gratitude.

En dehors des quelques exemplaires récoltés en bon état au cours de fouilles personnelles, la plupart des nombreux crânes de Lémuriens m'ont été obligeamment prêtés ou mis à ma disposition par de nombreux organismes dont je remercie les directeurs et conservateurs :

Dr. Radaody-Ralarosy, (Académie Malgache, Tananarive)
Dr. Roederer, (O.R.S.T.O.M., Tananarive)
Dr. A. V. Gentry, (British Museum, Natural History, London)
Dr. L. Ginsburg, (Institut de Paléontologie, Muséum, Paris)
Dr. Mollison, (British Museum, National History, London)
Dr. J. Anthony, (Laboratoire d'Anatomie Comparée, Muséum, Paris)
Dr. I. L. Rautenbach (Transvaal Museum, Prétoria)
Dr. J. C. de Meneses Cabral (Institute de Investigaçao Cientifica de Angola)
Dr. L. R. Cole (University of Ghana)
Dr. A. Walker (University College, Nairobi)
Dr. Fenart (Laboratoire de Craniologie Comparée, Lille)
Dr. M. Cissé (IFAN, Dakar)
Dr. Y. Brygoo (Institut Pasteur, Tananarive)

* Ce mémoire a fait l'objet d'une soutenance de thèse d'état à l'Université Paris VI le 3 Mai 1972.

Source : MNHN, Paris

Dr. Medway (University of Malaya)
Dr. J. A. Pringle (Natal Museum, Pietermaritzburg)
Dr. X. Misonne (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique)
Dr. J. C. Daniel (Bombay Natural History Society)
Dr. F. A. Kufuor (University of Science and Technology, Kumasi).

Les conseils et travaux de Monsieur le Professeur R. Saban, sous-directeur du Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum m'ont été très précieux en analyse craniométrique et j'en remercie leur auteur.

Les radiologies et tomographies permettant l'exploitation de la technique d'orientation vestibulaire des crânes sans dissection, ont été presque toutes réalisées dans le Laboratoire de Craniologie de Monsieur R. Fenart, Maître de Conférences à la Faculté Catholique de Lille, l'un des plus ardents défenseurs de cette méthode. Je lui témoigne ici ma reconnaissance pour toute l'aide qu'il m'a si aimablement apportée.

Les récents travaux effectués à l'Université de Tananarive ont permis de fructueux échanges de vues avec de nombreux collègues parmi lesquels je remercie tout spécialement le Dr. Y. Rumpler (caryotypie), le Dr. Andriamiandra (*genitalia*) et Mme B. Rakotosamimanana (dermatoglyphes), ainsi que Monsieur Andriamirado (Géophysique — O.R.S.T.O.M.).

Les techniques d'analyse factorielle des correspondances et de classification automatique ont été élaborées à l'Institut de Statistiques de l'Université de Paris (ISUP) sous la direction de Monsieur le professeur J. P. Benzecri qui s'est personnellement intéressé aux résultats obtenus par ces méthodes sur un groupe homogène mais très diversifié et je le remercie particulièrement.

Le traitement préliminaire des données a été réalisé par le Service Ordinateur de la Faculté des Sciences de Tananarive dont je remercie le responsable, Monsieur le Professeur J. Fronteau et son équipe, qui ont bien voulu m'initier à l'informatique. Cependant, le nombre très grand des données a nécessité l'utilisation d'un des plus gros ordinateur de France et je suis heureux de pouvoir exprimer toute ma reconnaissance envers la Compagnie IBM dont le Service Développement Scientifique m'a assuré son assistance en programmation et en temps-machine. Mes remerciements s'adressent en particulier à Monsieur Ikizek, Chef du Service, Monsieur J. L. Pioch, Ingénieur IBM et Monsieur A. Forcade qui a mis au point les programmes dans le cadre d'une thèse de troisième cycle et m'a très efficacement aidé dans leur mise en œuvre.

Ce travail a été réalisé dans le cadre amical et sympathique du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences dont les directeurs, Messieurs les Professeurs P. Brenon, R. P. Charles et G. Noizet, m'ont fourni l'aide, tant en personnel qu'en matériel, indispensable à la conduite de ce travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

Je ne saurais oublier d'exprimer mes affectueux remerciements à ma femme, Maître Assistant au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Tananarive, qui, par ses conseils pertinents et son dévouement constant, m'a permis de mener à bien ce travail.

Mes remerciements s'adressent enfin à tous ceux qui m'ont apporté leur concours matériel : Monsieur Rakotoralahy Alphonse, aide-technique, Mlle Joseph-Charles Jeanine et Monsieur Rahabison René, dactylographes, et Messieurs Randriamanantsoa Pierre et Rakotoharisoa Zélias, dessinateurs.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

La faune actuelle des Vertébrés autochtones malgaches est représentée par des formes peu variées de tailles moyennes à petites. Or de nombreux sites fossilifères ont fourni des quantités impressionnantes d'animaux de grandes tailles et d'une variété que ne laissent pas soupçonner les représentants qui ont survécu jusqu'à nos jours : parmi les plus célèbres, citons : la Tortue terrestre *Testudo grandidieri*, l'*Aepyornis maximus*, Ratite qui atteignait presque trois mètres de hauteur, l'*Hippopotamus lemerlei*, forme naine voisine de l'*H. amphibius* d'Afrique. Mais ce sont surtout les Lémuriens qui offrent la plus remarquable diversité : à côté de formes voisines des espèces actuelles mais souvent plus robustes, vivaient des genres géants maintenant complètement éteints, *Megaladapis*, *Palaeopropithecus* et *Archaeoindris*, dont la taille atteignait celle d'un gros chien.

Ce travail, initialement consacré aux seules formes subfossiles, s'est très rapidement révélé limité à un cadre trop étroit, ce qui nous a conduit à élargir notre étude à l'ensemble des Lémuriens actuels et fossiles. La connaissance des parties molles et de la biologie des premiers a permis de construire un modèle évolutif sur lequel il a ensuite été possible de placer les formes disparues, connues seulement par leur squelette.

Morphologiquement, les représentants disparus de ce groupe réalisent des types qui évoquent quelquefois des familles n'appartenant pas aux Lémuriens et même des ordres autres que celui des Primates : *Archaeolemur* a d'abord été classé parmi les singes vrais d'après la forme du neurocrâne ; *Megaladapis* rappelle étrangement le crâne des Camélidés ; certaines dispositions anatomiques curieuses ont même pu faire penser que *Palaeopropithecus* était un animal aquatique nageur et plongeur.

Une faune aussi extraordinaire a fait l'objet de très nombreuses et minutieuses études après que A. Grandidier en eût découvert les premiers éléments à Lamboharano, dans un marais côtier du Sud-Ouest de Madagascar, en 1868. Si les Oiseaux ont fait l'objet de nombreuses études de A. Grandidier et Milne-Edwards, Andrew, Monnier et des travaux de Edinger sur le gigantisme lié à une hypertrophie pituitaire, c'est surtout sur les Lémuriens que ce sont penchés les savants-explorateurs et naturalistes européens de la fin du XIX^e^ siècle et du début du XX^e^ : parmi ceux-ci certains ont attaché leur nom à la connaissance des Lémuriens subfossiles : Forsyth Major (1894, 1896, 1901), A. Grandidier (1905).

Mais, dès 1902, c'est grâce à l'impulsion fournie par l'Académie Malgache, de création toute récente, que vont se développer les fouilles à la suite de la découverte du très riche gisement d'Ampasambazimba, sur les Hauts Plateaux. Les récoltes ont permis à F. Standing de donner des descriptions craniologiques précises de *Megaladapis*, *Palaeopropithecus* et *Archaeolemur* entre 1903 et 1907.

C'est encore grâce à l'intérêt que porte l'Académie à la paléontologie que C. Lamberton, après avoir continué les fouilles sur les Hauts Plateaux, peut entreprendre de vastes prospections dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar d'où il rapporte des os d'une exceptionnelle qualité qui alimenteront de savantes études qui se prolongent jusqu'en 1956 et qui ont très largement contribué à faire connaître ce groupe extrêmement original. C'est à Lamberton également que nous devons la découverte de deux pièces d'un exceptionnel intérêt : l'unique crâne de *Archaeoindris* et le deuxième exemplaire du crâne de *Hadropithecus*.

Ces travaux constituent souvent des modèles de précision ; il nous a cependant semblé possible et intéressant de compléter l'analyse de ce matériel, dans une perspective phylogénétique, d'une part, par l'introduction de méthodes modernes de traitement des données et d'autre part, par l'utilisation des résultats obtenus dans les études biologiques des Primates inférieurs, études qui connaissent depuis quelques années un vif regain d'intérêt à Madagascar, en France et aux États-Unis.

Source : MNHN, Paris

1 — LE MATÉRIEL CRANIOLOGIQUE

A. — Échantillonnage

Les mensurations ont porté sur les crânes de Lémuriens, à l'exclusion des mandibules. Les observations ont été réalisées soit à Madagascar, soit lors de missions dans les laboratoires et musées européens, ou encore sur des échantillons prêtés par des organismes africains et indomélanaisiens. La liste des collections étudiées est détaillée dans le paragraphe consacré au codage. Citons cependant parmi les collections les plus riches auxquelles nous avons pu accéder :

Lémuriformes malgaches :

— Académie Malgache
— Office de Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (O.R.S.T.O.M.) — Tananarive
— British Museum (National History) — Londres
— Institut Pasteur — Tananarive

Lémuriens subfossiles :

— Académie Malgache — Tananarive
— British Museum (National History) — Londres
— Institut de Paléontologie — Muséum National d'Histoire Naturelle — Paris
— Laboratoire d'Anatomie Comparée — id.
— Fouilles personnelles : Majunga (Mahé 1965) — Côte S. W. (Mahé et Sourdat 1971).

Lémuriens fossiles :

— Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle — Paris
— University College — Nairobi

Lorisiformes africains et indomélanaisiens :

— British Museum (National History) — Londres
— Nombreux prêts de pays équatoriaux et tropicaux

L'ensemble des crânes sur lesquels ont porté des mensurations, y compris ceux où l'état du squelette n'a pas permis la totalité des mesures, s'élève à 1.566.

Source : MNHN, Paris

B. — Les variables

1. CHOIX DES VARIABLES

Les variables ont été choisies, en nombre et en qualité, de manière à caractériser spacialement la forme du crâne : les mesures prises dans le plan du profil sagittal servent à définir les longueurs et les hauteurs, tandis que les mesures prises entre deux points symétriques définissent les largeurs.

Ces variables peuvent être regroupées suivant la partie du crâne qu'elles caractérisent :

20 variables du crâne cérébral,
6 variables de la face,
6 variables de la région orbitaire,

ce qui représente, en comptant trois variables mixtes, un total de 35 variables.

2 — NOMENCLATURE DES VARIABLES (FIG. 1)

a) — VARIABLES DE L'ARRIÈRE CRÂNE.

— Variables prises sur le profil sagittal

• longueurs antéro-postérieures.

1.* — *Nasion-basion.*

C'est la distance entre le nasion (point de section par le plan sagittal de la suture nasofrontale) et le basion (point médian du bord antéro-inférieur du *foramen magnum*). Cette grandeur mesure l'extension antéro-postérieure du plancher crânien.

2.* — *Nasion-opisthocrânion.*

C'est la distance comprise entre le nasion et l'opisthocrânion (point où aboutit, à l'extrémité de l'ovoïde crânien, le diamètre antéro-postérieur maximum de la boîte crânienne, pris à partir du nasion) Classiquement, chez l'homme, l'opisthocranion est défini à partir de la glabelle. Ce dernier point, situé entre les rebords sus-orbitaires, étant imprécis, a été remplacé par le nasion.

Cette dimension correspond approximativement au diamètre antéro-postérieur de la boîte céphalique.

3-4*. — *Nasion-lambda, arc et corde.*

Comprises entre le nasion et le lambda (point de section sagittale de la suture pariéto-occipitale), ces deux mesures sont liées au développement antéro-postérieur de la voûte crânienne et le degré de liaison des variables est caractéristique de la convexité du crâne.

5-6*. — *Nasion-bregma, arc et corde.*

Ces deux variables associées, mesurées entre le nasion et le bregma (point de section sagittale de la suture fronto-pariétale), permettent d'étudier l'extension du frontal et en particulier le développement du sinus frontal.

7.* — *Bregma-lambda.*

Quand le crâne porte une crête sagittale, les deux points sont pris à la base de la crête.
Cette mesure correspond à l'extension antéro-postérieure des pariétaux.

Source : MNHN, Paris

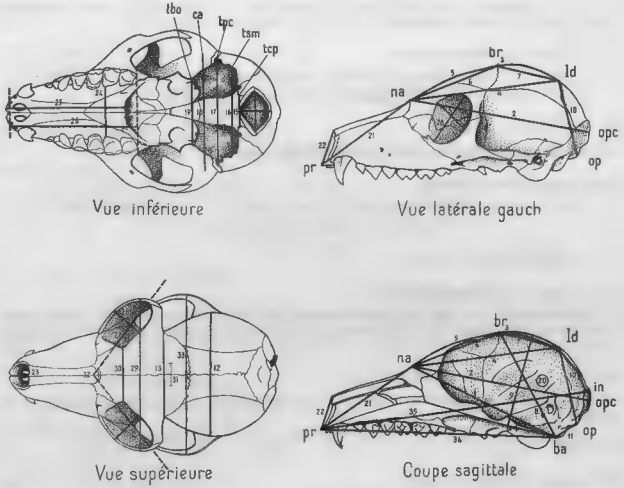


FIG. 1. — *Lemur* — Schémas de repérage des grandeurs mesurées.
ba : basion — br : bregma — ca : condyle articulaire — in : inion — ld : lambda — na : nasion — pr : prosthion — op : opisthion — opc : opisthocranion — tbo : trou ovale — tpg : trou postglénoïdien — tcp : trou condylien postérieur — tsm : trou stylomastoïdien.
(Les nombres renvoient aux mesures décrites dans le texte).

• hauteurs.

8.* — *Basion-bregma.*

Cette grandeur donne une idée globale du développement dans les sens antéro-postérieur et plancher-toit de la boîte crânienne.

9.* — *Hauteur du crâne.*

La brisure de la base du crâne au niveau de la fosse hypophysaire par basculement du *clivus*, comme cela se rencontre chez les Anthropoïdes où l'angle sphénoïdal s'accentue d'autant plus qu'on considère des groupes plus élevés en organisation, est pratiquement absente chez les Lémuriens. Le plancher de la boîte céphalique est plat et la hauteur du crâne est définie par la distance comprise entre ce plancher et la tangente à la voûte crânienne menée parallèlement à la base du crâne.

10.* — *Opisthion-lambda.*

C'est la distance entre l'opisthion (point médian du bord supérieur du *foramen magnum*) et le lambda.

Source : MNHN, Paris

Cette dimension est particulièrement intéressante car elle est liée à l'accroissement phylogénétique de l'occipital lors du basculement de celui-ci vers l'arrière (DELATTRE, 1948).

11.° — *Hauteur du foramen magnum.*

— Variables prises entre des points symétriques.

• Face supérieure, d'arrière en avant.

12° — *Largeur bi-pariétale.*

C'est le diamètre latéral maximal de la boîte céphalique.

13° — *Largeur frontale minimale.*

C'est le diamètre minimal de la boîte crânienne au niveau de la constriction post-orbitaire.

• Face inférieure, d'arrière en avant.

14.° — *Largeur du foramen magnum.*

15° — *Largeur bi-condylienne antérieure.*

C'est la distance qui sépare les deux trous condyliens antérieurs par où passent essentiellement les nerfs grand-hypoglosses (XII). Elle mesure bien la largeur de la plaque basilaire dans sa région postérieure.

16° — *Largeur bi-stylomastoïdienne.*

C'est la distance séparant les deux orifices stylo-mastoïdiens, par où passent en particulier les nerfs facia ux (VII).

Ces deux petits orifices sont aisément repérables, au voisinage immédiat de l'ouverture du conduit auditif.

17° — *Largeur bi-post-glénoïdienne.*

C'est la distance entre les orifices post-glénoïdiens. Chez les LEMURIFORMES cet orifice est très large et laisse passer le sinus pétrosquameux qui se jette dans la jugulaire externe bien développée. La mesure correspond à la distance des centres des deux orifices. Chez les LORISIFORMES au contraire, cet orifice est très réduit ou même complètement oblitéré, le sinus latéral se jetant dans la jugulaire interne en passant par le trou déchiré postérieur. Dans ce dernier cas, la mensuration correspond à la distance séparant les endroits où ces orifices son habituellement présents, sur le bord interne de l'apophyse post-glénoïde.

18° — *Largeur bi-condylaire.*

C'est la distance séparant le centre des surfaces glénoïdes calculée en prenant la moyenne entre les distances comprises entre les bords internes et les bords externes de ces surfaces. C'est cette largeur qui, d'après Delattre et Fenart (1963), est la grandeur qui a varié de manière homothétique lors de l'évolution phylogénétique et c'est en réduisant ce diamètre à une grandeur commune que ces auteurs superposent les profils crâniens orientés selon la technique vestibulaire.

19° — *Largeur bi-ovale.*

C'est la distance qui sépare les deux trous ovales à travers lesquels passent les rameaux maxillaires inférieurs du nerf trijumeau (V).

Source : MNHN, Paris

• Variable volumétrique.

20* — *Capacité crânienne.*

b) — VARIABLES DE LA FACE.

— Variables caractérisant le développement antéro-postérieur de la face.

21* — *Nasion-prosthion.*

C'est la longueur entre le nasion et le prosthion (point sagittal antéro-inférieur du bord alvéolaire supérieur).

L'étude de la variation relative du nasion-prosthion par rapport à la distance nasion-basion renseigne sur les développements relatifs du massif facial et du neurocrâne.

• Ouverture nasale.

22* — *Hauteur de l'ouverture nasale.*

Cette grandeur est mesurée entre le rhinion (point inférieur de la suture internasale) et le point nasospinal, ici constitué par l'extrémité antérieure du plancher des fosses nasales dans le plan médian et qui correspond quelquefois à l'extrémité d'un processus débordant les incisives, l'épine nasale antérieure.

23* — *Largeur de l'ouverture nasale.*

C'est le diamètre maximal de cette ouverture.

• Palais.

24* — *Largeur du palais.*

Cette mesure est prise entre les bords internes des deuxièmes molaires, au niveau du collet. Chez les jeunes à dentition incomplète, le bord interne des dents a été recherché à l'intérieur du maxillaire.

25* — *Longueur du palais.*

C'est la distance entre le prosthion et la tangente aux échancrures situées de part et d'autre de l'épine nasale postérieure.

26* — *Longueur de l'arcade dentaire.*

C'est la distance entre la tangente au bord extérieur des incisives et la tangente au bord postérieur des dernières molaires. Lorsque les incisives n'existent pas, c'est la tangente au bord antérieur des prémaxillaires qui est utilisée.

c) — VARIABLES ORBITO-VISUELLES

• Les orbites.

27* — *Largeur de l'orbite.*

Nous avons utilisé le diamètre maximal de l'orbite passant par l'échancrure sus-orbitaire.

Source : MNHN, Paris

28* — *Hauteur de l'orbite.*

C'est le plus grand diamètre perpendiculaire au précédent.

29* — *Largeur exterorbitaire.*

C'est la plus grande distance entre les rebords orbitaires externes.

30* — *Largeur interorbitaire.*

C'est la distance minimale entre les orbites.

31* — *Largeur bi-optique.*

C'est la distance entre les deux bords internes des trous optiques.

Les deux variables précédentes donnent une idée de l'orientation des yeux : un fort écartement interorbitaire et une petite distance bioptique sont associés à des yeux divergents. Au contraire, le rapprochement des orbites et le grand écartement des trous optiques traduisent une direction plus antéro-frontale des yeux.

32* — *Angle des plans orbitaires.*

C'est l'angle des plans de l'orbite définis par les deux diamètres latéraux.

d) — Variables mixtes.

Ces variables ont été utilisées en complément de l'ensemble des variables précédentes.

33* — *Largeur bi-zygomatique.*

C'est le diamètre maximum pris au niveau de ces deux arcades.

34* — *Basion-prosthion.*

35* — *Prosthion-inion.*

La mesure prise entre le prosthion et l'inion (point sagittal correspondant à la limite entre les deux parties de l'écaille occipitale, divisée par une crête) représente le plus souvent la plus grande longueur du crâne.

La liste de ces variables est reprise sous forme de tableau dans le paragraphe consacré au codage (tab. 2).

On remarque que plusieurs variables font double-emploi (plusieurs largeurs de la base du crâne, longueur du palais et arcade dentaire...). La raison de cette multiplication est à rechercher dans le développement chronologique de ce travail primitivement consacré à l'étude des covariances des différentes variables craniométriques relevées sur les Lémuriens subfossiles malgaches et ultérieurement étendu à l'ensemble des Lémuriens. L'état de conservation imparfait de certaines formes subfossiles (les Paléopropithèques recueillis sur les Hauts-Plateaux par exemple) avait conduit à multiplier certaines mesures pour permettre des comparaisons aussi complètes que possible.

Sans anticiper sur les résultats, signalons cependant que l'ensemble de ces variables s'est révélé d'un choix intéressant et a atteint notre but, définir spacialement les crânes : en effet, lorsque toutes les variables sont utilisées simultanément, les résultats de l'analyse factorielle et des classifications automatiques nous font retrouver, souvent de très près, la classification zoologique, ce qui n'est plus vrai quand on s'adresse à des groupes de variables spécialisées (v. orbitovisuelles, faciales ou de la boîte crânienne).

Source : MNHN, Paris

C. — Les méthodes de mesure

Nous avons réalisé personnellement toutes les mensurations. Malgré les missions dans divers musées et les prêts internationaux, cette volonté de ne faire appel à aucun autre chercheur ni aucun technicien, garantie de l'homogénéité des mesures, laisse des lacunes dans l'échantillon, en particulier pour les Lémuriens du Tertiaire des États-Unis.

Les méthodes utilisées sont les méthodes classiquement employées en anthropométrie et parmi celles-ci, ce sont les plus simples et les plus rapides qui ont été retenues.

1. — *Mesures linéaires.*

Les cordes suivant le profil sagittal ou les distances entre les points symétriques ont été prises au pied à coulisse à longues branches et, dans le cas où la mesure s'avérait irréalisable avec cet instrument, au compas d'épaisseur (en particulier pour nasion-basion).

Les mesures ont été arrondies au demi-millimètres près.

2. — *Mesures d'arcs.*

Les arcs du profil sagittal ont été mesurés en appliquant sur le crâne une réglette de papier millimétré. Lorsque le crâne présentait une crête sagittale, les points de repère choisis correspondaient aux sutures au niveau de la voûte elle-même. La présence d'une crête sagittale n'a, par conséquent, pas été prise en considération.

Les mesures ont été faites au demi-millimètre près.

3. — *Mesures de volumes.*

La détermination de la capacité crânienne se révèle toujours très délicate et en définitive assez imprécise. La technique utilisée consiste à remplir la cavité encéphalique, après avoir obstrué les orifices avec de la pâte à modeler, d'un matériau granulaire calibré, de densité connue d et à déterminer le poids P_T de l'ensemble. Une deuxième pesée du crâne vidé de son contenu intracranien donne le poids P_V et permet de calculer par différence le poids du matériau utilisé pour le jaugeage. Le volume V se déduit en divisant cette dernière valeur par le poids spécifique p :

$$V = \frac{P_T - P_V}{p} = \frac{P}{p}$$

où V = volume crânien mesuré
P_T = poids du crâne plein
P_V = poids du crâne vide
P = poids du matériau utilisé pour le cubage
p = poids spécifique du matériau utilisé pour le cubage.

La précision est liée à la rigoureuse standardisation des suites d'opérations, en particulier le tassement des grains, et à l'homogénéité des volumes à mesurer. Or, la détermination de la capacité crânienne se heurte au grand écart entre les valeurs extrêmes des valeurs à mesurer : de *Microcebus* (depuis 1,7 cm³) à *Megaladapis* (jusqu'à 160 cm³), le rapport des volumes est de l'ordre de 1 à 100.

C'est pourquoi il a été utilisé deux matériaux de granulométries différentes pour « cuber » les crânes.

Pour les petits spécimens, nous avons choisi du sable fin calibré. Les importantes variations journalières d'humidité nous ont fait rejeter les graines de moutarde ou de mil au profit d'un matériau insensible aux conditions extérieures. Un sable de dune aux grains ronds aurait été le mieux approprié. En fait, nous n'avons pu l'utiliser : des essais de tamisage sur un sable de Tuléar ont montré que la plus grande fraction (88 %) correspond à des dimensions trop faibles (inférieures à 0,25 millimètre).

Source : MNHN, Paris

Nous avons donc utilisé un sable de rivière prélevé dans les environs de Tananarive dans le lit de l'Ikopa. Il s'agit d'un sable peu évolué, à grains de quartz peu usés et même quelquefois assez allongés et esquilleux. Les minéraux lourds ont été éliminés. La fraction triée par tamisage est comprise entre 0,5 et 0,2 millimètre.

La détermination du poids spécifique de ce sable par pesée d'un volume de 5 cm³ mesuré à l'éprouvette graduée, a donné pour moyenne la valeur :

$$p_s = \frac{P_s}{V_s} = 1{,}4 \text{ g/cm}^3$$

Pour les grands spécimens, nous avons utilisé du plomb de chasse de 10 calibré à 1,75 millimètre.

Le poids spécifique moyen déterminé par le même procédé sur des volumes de 10 cm³ — 50 cm³ et 150 cm³ de grenaille de plomb est de $p_{pb} = 6{,}7$ g/cm³.

Il fallait ramener les deux types de mesures à une mesure commune car, suivant le grain choisi, les résultats sont sensiblement différents : pour les petits crânes, les grains de plomb, trop gros, ne se moulent pas dans toutes les anfractuosités de la cavité encéphalique ; pour les gros crânes, au contraire, les petits grains de sable s'échappent par les très nombreux orifices crâniens.

Nous avons choisi comme résultats de base les résultats plus précis obtenus par le cubage au sable. Pour les petites formes, ce cubage au sable est effectivement la méthode qui a été utilisée.

Pour les grandes formes, il a été effectué un double cubage, au sable et plomb, pour une dizaine d'individus de chaque grande espèce. Tous les orifices ont été soigneusement bouchés afin d'éviter les fuites de sable dans les cavités annexes. Ce traitement, très long, n'aurait pu être utilisé systématiquement à grande échelle. A partir des valeurs moyennes des poids P_s et P_{pb} obtenues par espèce, nous avons calculé les volumes correspondants V_s et V_{pb} et défini un coefficient de correction :

$$C = \frac{V_s}{V_{pb}}$$

qui peut servir à ramener les mesures faites au plomb à des mesures au sable.

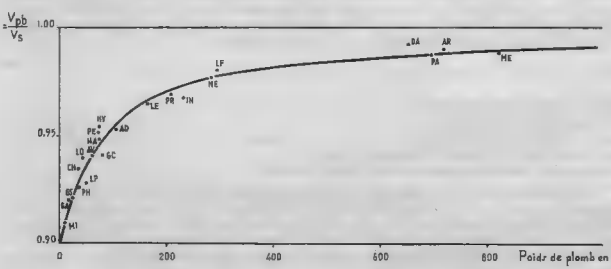


FIG. 2. — Variation de la valeur C, rapport du cubage plomb-sable

AD : *Adapis* — AR : *Archaeolemur* — AV : *Avahi* — CH : *Cheirogaleus* — DA : *Daubentonia* — GA : *Galagoides* — GC : *Galago crassicaudatus* — GS : *Galago senegalensis* — IN : *Indri* — LE : *Lemur* — LF : Lémurs subfossiles — LO : *Loris* — LP : *Lepilemur* — ME : *Megaladapis* — MI : *Microcebus* — NE : *Neopropithecus* — NY : *Nycticebus* — PA : *Palaeopropithecus* — PE : *Perodicticus* — PH : *Phaner* — PR : *Propithecus*.

Source : MNHN, Paris

$$V_s = C.\ V_{pb} = C.\ \frac{P_{pb}}{p_{pb}}$$

où : V_s = volume crânien corrigé
C = coefficient de correction du cubage au plomb par rapport à celui du sable
V_{pb} = volume calculé par cubage au plomb
p_{pb} = poids spécifique de la grenaille de plomb
P_{pb} = poids de plomb mesuré.

On peut reporter graphiquement, en abcisse les poids de plomb mesurés et en ordonnée le coefficient C (fig. 2).

La courbe moyenne montre bien que le coefficient de correction C est essentiellement lié aux dimensions de la cavité cérébrale : C est d'autant plus éloigné de 1 que les volumes mesurés sont plus faibles et la courbe s'élève asymptotiquement vers la ligne d'ordonnée 1 pour les valeurs élevées des volumes.

4. — Mesures angulaires.

La mesure de l'angle des plans des orbites a été effectuée à l'aide d'un goniomètre d'application qui s'est révélé incommode et peu précis pour ce type de mensuration.

D. — Homogénéité des mesures

Les méthodes utilisées impliquent de fournir au départ des mesures homogènes dont on puisse, en particulier, comparer de manière significative les variantes. Sur les 35 variables choisies, 33 sont des mesures linéaires, donc homogènes. Seuls, la capacité crânienne et l'angle des plans orbitaires sont d'un autre ordre.

1. — Capacité crânienne.

Il est facile de ramener cette grandeur relative à un espace à 3 dimensions à une grandeur linéaire à une dimension, en prenant la racine cubique de la valeur initiale. Cette nouvelle valeur constitue la 36e variable.

L'extraction de la racine cubique a été réalisée par l'ordinateur qui, après avoir lu la valeur de la capacité crânienne sur une carte, perforait à côté la valeur de la racine cubique.

2. — Mesure de l'angle des plans orbitaires.

Il n'a pas été trouvé de méthode ramenant simplement cette grandeur, par ailleurs peu précise, à une grandeur linéaire. Cette mesure n'a donc pas fait l'objet d'une exploitation dans ce travail. Il faut cependant remarquer que cette grandeur aurait pu être utilisée, la pondération des variables ramenant celles-ci à des grandeurs sans dimensions.

E. — Les données manquantes

Les données manquantes ou nulles constituent la hantise des statisticiens lorsque les 0, comme ici, ne sont pas significatifs : ils correspondent en effet à des mensurations qui n'ont pu être effectuées, soit par suite du mauvais état du matériel ostéologique, soit par suite de la soudure trop prononcée des os entraînant un effacement des sutures et de certains points craniométriques sagittaux. Les mesures ont été codées de telle manière qu'il est possible de savoir si la mesure a été prise entre deux points

Source : MNHN, Paris

parfaitement déterminés ou si au contraire la mesure est douteuse parce que l'un des points a été estimé. Cette reconstitution ne concerne cependant que des points qui peuvent être replacés sans grand écart possible.

Un petit programme, à partir des données initiales sur cartes perforées, effectuait les opérations suivantes, pour chacun des groupes zoologiques successivement traités :

— détermination de l'effectif complet
— nombre et pourcentage de mesures manquantes pour chaque variable
— nombre et pourcentage de mesures manquantes pour chaque individu
— nombre d'individus sans données manquantes
— liste des mesures pour l'effectif complet
— liste des mesures pour l'effectif sans données manquantes
— perforation d'un jeu de cartes correspondant aux individus sans données manquantes.

Ainsi ce système de tri automatique a permis de constituer un ensemble de données sans valeurs nulles.

Cependant, certains genres actuels à faible échantillon (*Phaner*, *Avahi*) et la plupart des fossiles et subfossiles auraient été presque systématiquement éliminés. C'est pourquoi nous avons été amené à récupérer certains individus où le nombre de variables non déterminées était faible, en général 2 ou 3, 4 dans les cas extrêmes de rareté. Les mesures ont été complétées par reconstitution des données manquantes. C'est là que s'est révélé l'intérêt d'avoir étudié un grand nombre d'individus même incomplets car il a été possible de déterminer les variables les plus étroitement corrélées avec les données manquantes et par interpolation, de calculer les valeurs non mesurables.

Les valeurs ainsi reconstituées sont codées de manière à pouvoir être reconnues.

F. — Codification

Afin de pouvoir résumer par un numéro affecté à un individu, un certain nombre d'informations, il a été procédé à un codage des observations. En plus d'un code général, à chaque individu a été associé un code simplifié pour l'identification des points-observations sur les graphiques. De même, les variables ont fait l'objet d'un codage. Enfin comme nous l'avons vu, les mesures ont elles aussi été codées suivant la qualité de la mensuration.

1 — LES OBSERVATIONS

a) — Code général.

Le code général des individus est constitué d'un nombre de 14 chiffres constitué par la juxtaposition de 7 nombres de 2 chiffres dont la signification est la suivante :

	1	2	3	4	5	6	7
Code	XX	XX	XX	OX	XX	XX	OX
Val. minimale	00	00	00	00	01	01	01
Val. maximale	62	12	11	02	22	99	03
Signification	genre	espèce	sous-espèce	sexe	Collection	N° dans la collection	âge

Source : MNHN, Paris

Les colonnes 4 et 7, qui ne comportent qu'un chiffre significatif, sont codées à 2 chiffres pour permettre l'uniformisation des formats de lecture pour la machine.

— Genre, espèce, sous-espèce :

Chacun de ces groupes taxonomiques a été numéroté hiérarchiquement dans l'ordre où ils sont présentés dans « PRIMATES 1 Strepsirhini » (HILL, 1953). Si l'espèce ou la sous-espèce sont inconnues ou n'existent pas, le code correspondant est 0. Ces codes sont portés dans le tableau de recensement (tab. 3).

— Sexe :

Code	*Sexe*
0	inconnu
1	mâle
2	femelle

— Collection — N° dans la collection (tab. 1) :

Les individus de chaque espèce sont affectés d'un code indiquant leur provenance : le premier numéro correspond à l'ordre chronologique d'étude de la collection, le second à l'ordre chronologique d'étude des individus de cette collection.

TABLEAU 1. — Codes des collections étudiées

Code	Abréviation sur bordereau	Organisme ayant effectué le prêt * ou autorisé l'étude sur place **
1	ORSTOM	O.R.S.T.O.M. — Tananarive *
2	AM	Académie Malgache (1er prêt) — Tananarive *
3	CEP	Centre d'Équipement Pédagogique — Tananarive *
4	IP	Institut Pasteur — Tananarive *
5	BMNH	British Museum (Nat. History) — Londres * **
6	P	Collection personnelle (fouilles) — Tananarive *
7	AM	Académie Malgache (2e prêt) — Tanarive *
8	AMM	Académie Malgache (Squelettes montés) — Tananarive **
9	CEPM	Centre d'Équipement Pédagogique (Squelettes montés) — Tananarive
10	MPAC	Museum National d'Histoire Naturelle — Laboratoire d'Anatomie Comparée — Paris **
11	MPP	Museum National d'Histoire Naturelle — Institut de Paléontologie — Paris **
12	FSG	Faculté des Sciences — Ghana *
13	MK	University of Malaya — Kuala Lumpur — Malaya *
14	NM	Natal Museum Pietermaritzburg — South Africa *
15	TM	Transvaal Museum — Pretoria — South Africa *
16	BNHS	Bombay Natural History Society — India *
17	IICA	Instituto de Investigaçao Cientifica de Angola — Luanda — Angola *
18	UG	Faculty of Science — University of Science and Technology — Kumasi — Ghana *
19	IFAN	Institut Fondamental d'Afrique Noire — Université de Dakar — — Sénégal *
20	FSL	Faculté des Sciences — Lille *
21	B	Institut Royal des Sciences Naturelles — Bruxelles — Belgique *
22	LCC	Laboratoire de Craniologie Comparée — Faculté libre de Médecine — Lille ***

Source : MNHN, Paris

— Âge :

Code	Age
1	fœtus
2	jeune à dentition définitive incomplète
3	adulte

b) — CODE SIMPLIFIÉ.

Le code réduit à 7 caractères utilisé en classification automatique se présente de la manière suivante :

	1	2	3
Code	XX	YY	XXX
Signification	espèce ou sous-espèce	genre réduit	numéro

— Genres, espèces, sous-espèces (2 et 1) :

Le code du genre [2] est constitué par deux lettre YY, abréviation du nom de genre. Dans le cas des Galagos, genre très bien représenté dans les collections, ce code correspond à G suivi de l'initiale du nom d'espèce. Le nombre [1] par lequel commence le code correspond au rang des espèces suivant HILL dans le cas où le genre comporte plusieurs espèces, et par le numéro des sous-espèces si le genre est monospécifique.

— Numéro (3) :

C'est le rang de l'individu, au sein de l'espèce ou de la sous-espèce.

Dans le cas de l'analyse factorielle, chaque individu n'est représenté sur les diagrammes que par trois caractères, un caractère pour l'espèce ou la sous-espèce, deux lettres pour le genre. Pour l'analyse factorielle (AF) le code correspond, pour des espèces ou sous-espèces de rang inférieur à 10, aux deux premiers éléments du code de classification automatique (CA).

X	YY
espèces ou sous-espèces (0 à 9)	genre

Pour les espèces ou sous-espèces de rang présentant deux chiffres, un signe unique leur est substitué :

Code CA	Code AF
10	—
11	=
12	+

2. — LES VARIABLES (tab. 1)

Sur les diagrammes d'analyse factorielle, les variables apparaissent sous la forme d'un ensemble de trois lettres, initiales des points craniométriques concernés.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2 — Codes des variables.

	Numéro sur bordereau	Numéro définitif	Dénomination	*Code*
Variables du neurocrâne	9	1	Nasion-basion	NAB
	8	2	Nasion-opisthocranion	NAO
	20	3	Nasion-lambda (arc)	NLA
	21	4	Nasion-lambda (corde)	NLC
	22	5	Nasion-bregma (arc)	NBA
	23	6	Nasion-bregma (corde)	NBC
	24	7	Bregma-lambda	BRL
	25	8	Basion-bregma	BBR
	33	9	Hauteur du crâne	HCR
	7	10	Opisthion-lambda	OLB
	28	11	Hauteur du *foramen magnum*	HFM
	3	12	Largeur bi-pariétale	LBP
	17	13	Largeur frontale minimale	LFR
	27	14	Largeur du *foramen magnum*	LFM
	14	15	Largeur bi-condylienne antérieur	LBA
	1	16	Largeur bi-stylomastoïdienne	LSM
	12	17	Largeur bi-post-glénoïdienne	LPG
	13	18	Largeur bi-condylaire	LBC
	15	19	Largeur bi-ovale	LOV
	35	20	Capacité crânienne	(non utilisé)
	36	20 bis	Racine cubique de la capacité crânienne	RCC
Variables de la face	25	21	Nasion-prosthion	NAP
	32	22	Hauteur de l'ouverture nasale	HNE
	31	23	Largeur de l'ouverture nasale	LNE
	4	24	Largeur de palais	LM2
	6	25	Longueur du palais	PAL
	5	26	Longueur de l'arcade dentaire	ARD
V. orbito-visuelles	30	27	Largeur de l'orbite	LOR
	29	28	Hauteur de l'orbite	HOR
	19	29	Largeur exterorbitaire	LEO
	18	30	Largeur interorbitaire	LIO
	16	31	Largeur bi-optique	LOP
	34	32	Angle des plans orbitaires	(non utilisé)
V. mixtes	2	33	Largeur bi-zygomatique	LBZ
	10	34	Basion-prosthion	BPR
	11	35	Prosthion-inion	PRI

Source : MNHN, Paris

3. — LES MESURES

Chaque mesure est suivie d'une lettre qui donne des indications sur les conditions dans lesquelles elle a été prise :

Code	*Signification*
M	Grandeur mesurée entre deux points bien définis.
X	Grandeur mesurée entre deux points dont un imprécis.
O	Grandeur non mesurée.
C	Valeur obtenue par interpolation.

G. — Les fichiers

1. — *Fichier sur bordereaux.*

Les données ont été reportées sur des bordereaux au fur et à mesure des mensurations puis codées suivant le code général.

2. — *Fichier sur cartes perforées.*

Le code général (colonnes 1 à 14) et les mesures portées sur les bordereaux ont été transcrits sur cartes perforées. Trois cartes, numérotées de 1 à 3 (colonne 15), ont été nécessaires pour perforer les 35 données, la 36e calculée et le code simplifié (colonnes 74 à 80 de la 3e carte).

H. — Tableau de recensement des données

Le tableau fournit :

Les noms et codes des genres, espèces, sous-espèces suivant le code général,

Le nombre total d'individus nbt ayant fait l'objet de mensurations pour chaque genre, espèces, sous-espèces, par sexe, et le nombre de jeunes. Le nombre d'individus ayant fait l'objet de l'exploitation statistique est indiqué entre parenthèses (nbc).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3/1. — LEMURS — Échantillon.

GENRES	ESPECES	SOUS-ESPECES	SEXE INC.	MALES	FEMELLES	JEUNES
code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)
	0 - 54 (14)	-	44 (10)	7 (3)	3 (1)	9 (6)
	1 variegatus 30 (5)	-	21 (4)	5 (1)	4 (0)	1 (1)
	2 macaco 24 (8)	-	7 (3)	5 (2)	12 (3)	1 (1)
	3 catta 33 (22)	-	8 (8)	16 (0)	9 (4)	10 (7)
		0 - 11 (4)	5 (2)	2 (1)	4 (1)	3 (2)
		1 rufus 22 (7)	6 (2)	7 (2)	9 (3)	2 (1)
		2 albifrons 23 (7)	7 (2)	8 (2)	8 (3)	1 (1)
		3 collaris 7 (3)	2 (1)	3 (1)	2 (1)	0 (0)
1 LEMUR 362 (103)	4 fulvus 80 (25)	4 flavifrons 3 (0)	1 (0)	2 (0)	0 (0)	0 (0)
		5 sanfordi 7 (1)	0 (0)	3 (1)	4 (0)	2 (0)
		6 fulvus 5 (3)	2 (1)	3 (2)	0 (0)	0 (0)
		7 mayottensis 2 (0)	0 (0)	2 (0)	0 (0)	0 (0)
		0 - 40 (13)	29 (9)	6 (3)	5 (1)	3 (1)
	5 mongoz 77 (17)	1 coronatus 14 (4)	6 (1)	5 (1)	3 (2)	2 (1)
		2 mongoz 23 (0)	15 (0)	2 (0)	6 (0)	0 (0)
	7 rubriventer 23 (7)	-	16 (4)	4 (2)	3 (1)	3 (2)
	11 insignis 21 (3)	-	21 (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	12 jullyi 19 (1)	-	19 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	13 majori 1 (0)	-	1 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3/2. — LEMURIDES (sans LEMUR) — Échantillon.

GENRE	ESPECES	SOUS-ESPECES	SEXE INC.	MALES	FEMELLES	JEUNES
code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)
2 HAPALEMUR 31 (15)	1 griseus 28 (12)	0 - 14 (7)	12 (4)	2 (3)	0 (0)	4 (2)
		1 griseus 4 (2)	1 (1)	1 (1)	2 (0)	1 (0)
		2 olivaceus 10 (3)	5 (0)	3 (3)	2 (0)	2 (0)
	2 simius 3 (3)	-	2 (2)	1 (1)	0 (0)	0 (0)
3 LEPILEMUR 60 (31)	0 - 1 (0)	-	1 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	1 mustelinus 33 (21)	-	7 (4)	11 (6)	15 (11)	1 (0)
	2 ruficaudatus 26 (10)	0 - 21 (8)	6 (4)	7 (1)	8 (3)	0 (0)
		1 ruficaudatus 3 (2)	0 (0)	2 (2)	1 (0)	0 (0)
		2 leucopus 2 (0)	0 (0)	2 (0)	0 (0)	0 (0)
5 CHEIROGALEUS [illegible] (15)	1 major 22 (7)	0 - 15 (5)	11 (3)	1 (0)	3 (2)	0 (0)
		1 major 5 (1)	3 (0)	2 (1)	0 (0)	2 (0)
		2 crossleyi 2 (1)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	0 (0)
	2 trichotis 1 (0)	-	0 (0)	1 (0)	0 (0)	0 (0)
	3 medius 10 (8)	1 medius 2 (1)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	1 (0)
		2 semeti 8 (7)	1 (1)	5 (4)	2 (2)	0 (0)
6 PHANER 8 (4)	1 furcifer 8 (4)	-	1 (1)	2 (1)	5 (2)	0 (0)
7 MICROCEBUS 49 (18)	1 murinus 45 (16)	0 - 18 (6)	9 (2)	6 (3)	3 (1)	0 (0)
		1 murinus 11 (5)	1 (0)	2 (1)	8 (4)	0 (0)
		2 smithii 16 (5)	8 (1)	5 (3)	3 (1)	0 (0)
	2 coquereli 4 (2)	-	1 (0)	1 (1)	2 (1)	0 (0)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3/3. — INDRINES actuels et DAUBENTONIA — Échantillon.

GENRE	ESPECES	SOUS-ESPECES	SEXE INC.	MALES	FEMELLES	JEUNES
code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)
8 INDRI 30 (8)	1 indri 30 (8)	-	17 (4)	8 (3)	5 (1)	1 (0)
9 PROPITHECUS 77 (17)	- 11 (2)	-	11 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (1)
	1 verreauxi 34 (11)	0 - 10 (3)	5 (3)	2 (0)	3 (0)	0 (0)
		1 verreauxi 9 (3)	1 (0)	6 (1)	2 (2)	0 (0)
		2 coquereli 3 (1)	1 (0)	1 (0)	1 (1)	0 (0)
		3 coronatus 2 (1)	1 (1)	0 (0)	1 (0)	0 (0)
		4 deckeni 9 (3)	2 (0)	4 (1)	3 (2)	0 (0)
		5 majori 1 (0)	1 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	2 diadema 30 (6)	0 - 12 (1)	9 (1)	2 (0)	1 (0)	1 (0)
		1 candidus 3 (2)	0 (0)	2 (1)	1 (1)	1 (0)
		2 diadema 0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
		3 edwardsi 13 (2)	5 (1)	7 (0)	1 (1)	1 (1)
		4 holomelas 2 (1)	0 (0)	1 (0)	1 (1)	0 (0)
		5 perieri 0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	3 verreauxioides 2 (0)	-	2 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
10 AVAHI 27 (11)	1 laniger 27 (11)	-	16 (7)	5 (2)	6 (2)	0 (0)
19 DAUBENTONIA 8 (6)	1 madagascariensis 8 (6)	-	4 (3)	3 (3)	1 (0)	1 (1)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3/4. — LORISINES — Échantillon.

GENRE	ESPECES	SOUS-ESPECES	SEXE INC.	MALES	FEMELLES	JEUNES
code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)
11 LORIS 36 (19)	1 tardigradus 36 (19)	0 - 5 (5)	3 (3)	2 (2)	0 (0)	1 (1)
		1 tardigradus 8 (2)	5 (1)	2 (0)	1 (1)	2 (0)
		2 grandis 1 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0)	0 (0)
		3 nycticeboides 1 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0)	0 (0)
		4 nordicus 3 (2)	0 (0)	1 (0)	2 (2)	0 (0)
		5 lydekkerianus 14 (9)	1 (0)	7 (6)	6 (3)	0 (0)
		6 malabaricus 4 (1)	2 (1)	0 (0)	2 (0)	0 (0)
12 NYCTICEBUS 65 (29)	1 coucang 65 (29)	0 - 21 (8)	17 (5)	1 (1)	3 (2)	2 (0)
		1 bengalensis 9 (2)	3 (0)	3 (2)	3 (0)	0 (1)
		2 tenasserinensis 2 (1)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
		3 coucang 12 (8)	2 (1)	2 (2)	8 (5)	0 (0)
		4 insularis 1 (0)	0 (0)	1 (0)	0 (0)	0 (0)
		5 hilleri 1 (1)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
		6 natunae 0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
		7 javanicus 5 (3)	4 (2)	1 (1)	0 (0)	0 (0)
		8 borneanus 5 (2)	3 (1)	2 (1)	1 (0)	0 (0)
		9 bancanus 0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
		10 pygmaeus 9 (4)	2 (1)	6 (2)	1 (1)	0 (0)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3/5. — GALAGO — Échantillon. (1re partie)

GENRE	ESPECES	SOUS-ESPECES	SEXE INC.		MALES		FEMELLES		JEUNES	
code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	nbt	(nbc)	nbt	(nbc)	nbt	(nbc)	nbt	(nbc)
		0 - 7 (6)	0	(0)	4	(3)	3	(3)	1	(1)
13 ARCTOCEBUS 8 (8)	1 calabarensis 8 (8)	1 calabarensis 0 (0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
		2 aureus 2 (0)	0	(0)	1	(0)	1	(0)	0	(0)
		0 - 27 (12)	17	(6)	6	(4)	4	(2)	4	(4)
		1 Patto 15 (10)	1	(1)	12	(8)	2	(1)	1	(1)
		2 ju-ju 2 (2)	0	(0)	1	(1)	1	(1)	0	(0)
14 PERODICTICUS 64 (36)	1 Patto 64 (36)	3 edwardsi 12 (7)	0	(0)	5	(2)	7	(5)	0	(0)
		4 faustus 6 (4)	3	(2)	2	(2)	1	(0)	2	(1)
		5 ibeanus 2 (1)	0	(0)	2	(1)	0	(0)	0	(0)
		0 - 54 (1)	8	(0)	26	(0)	20	(1)	6	(1)
		1 lasiotis 10 (4)	1	(0)	6	(2)	3	(2)	0	(0)
		2 agisymbanus 51 (18)	2	(0)	19	(9)	30	(9)	1	(0)
		3 kikuyuensis 2 (2)	0	(0)	1	(1)	1	(1)	0	(0)
15 GALAGO 605 (123)	1 crassicaudatus 232 (41)	4 panganiensis 8 (2)	1	(0)	6	(1)	1	(1)	0	(0)
		5 argentatus 2 (0)	1	(0)	1	(0)	0	(0)	0	(0)
		6 monteiri 39 (4)	13	(0)	13	(2)	13	(2)	0	(0)
		7 crassicaudatus 21 (4)	4	(0)	10	(2)	7	(2)	1	(0)
		8 badius 0 (0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
		9 lönnbergi 2 (1)	0	(0)	2	(1)	0	(0)	0	(0)
		10 umbrosus 5 (1)	0	(0)	5	(1)	0	(0)	0	(0)
		11 garnetti 38 (4)	5	(0)	26	(2)	7	(2)	0	(0)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3/5 — GALAGO — Échantillon. (Suite)

GENRE	ESPÉCES	SOUS-ESPÉCES	SEXE INC.	MALES	FEMELLES	JEUNES
code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)
15 GALAGO 605 (123) (Suite)	2 senegalensis 351 (76)	0 - 30 (0)	10 (0)	11 (0)	6 (0)	3 (0)
		1 senegalensis 23 (7)	5 (0)	11 (4)	7 (3)	2 (0)
		2 dumi 1 (1)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)
		3 albipes 98 (23)	0 (0)	51 (9)	47 (14)	10 (10)
		4 sotikae 0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
		5 braccatus 9 (2)	2 (0)	5 (1)	2 (1)	1 (0)
		6 gallarum 5 (3)	1 (1)	3 (1)	1 (1)	0 (0)
		7 zanzibericus 8 (3)	0 (0)	3 (1)	5 (2)	0 (0)
		8 granti 15 (7)	0 (0)	6 (3)	9 (4)	0 (1)
		9 moholi 162 (29)	24 (0)	90 (15)	48 (14)	8 (4)
	3 allani 22 (6)	-	5 (1)	10 (2)	7 (3)	1 (0)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3/6. — GALAGINES (sans GALAGO) et TARSIUS — Échantillon.

GENRE	ESPECES	SOUS-ESPECES	SEXE INC.	MALES	FEMELLES	JEUNES
code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	code nom nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)	nbt (nbc)
16 EUOTICUS 35 (24)	1 elegantulus 34 (24)	0 - 8 (6)	3 (1)	2 (2)	3 (3)	1 (1)
		1 elegantulus 5 (5)	0 (0)	1 (1)	4 (4)	0 (0)
		2 pallidus 21 (13)	2 (0)	13 (7)	6 (6)	0 (0)
	2 inustus 1 (0)	-	1 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
17 GALAGOIDES 81 (42)	1 demidovii 81 (42)	0 - 47 (24)	26 (16)	13 (5)	8 (3)	0 (1)
		1 demidovii 7 (3)	2 (0)	4 (3)	1 (0)	0 (0)
		2 murinus 2 (0)	0 (0)	1 (0)	1 (0)	0 (0)
		3 poensis 3 (1)	0 (0)	2 (1)	1 (0)	0 (0)
		4 phasma 11 (5)	0 (0)	7 (3)	4 (2)	1 (0)
		5 anomurus 4 (3)	0 (0)	3 (2)	1 (1)	0 (0)
		6 thomasi 6 (5)	2 (2)	2 (2)	2 (1)	0 (0)
		7 orinus 1 (1)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	1 (1)
20 TARSIUS 15 (0)	1 syrichta 0 (0)	-	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	2 bancanus 3 (0)	1 borneanus 3 (0)	0 (0)	1 (0)	2 (0)	0 (0)
	3 spectrum 7 (0)	-	7 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0)
	4 phillipinensis 2 (0)	-	1 (0)	1 (0)	0 (0)	1 (0)
	5 fuscus 2 (0)	-	0 (0)	1 (0)	1 (0)	0 (0)
	6 tarsius 1 (0)	-	0 (0)	1 (0)	0 (0)	0 (0)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3/7. — Genres subfossiles et fossiles — Échantillon.

GENRE		ESPECES		SOUS-ESPECES		SEXE INC.		MALES		FEMELLES		JEUNES	
code nbt	nom (nbc)	code nbt	nom (nbc)	code nbt	nom (nbc)	nbt	(nbc)	nbt	(nbc)	nbt	(nbc)	nbt	(nbc)
21 NEOPROPITHECUS 4	(2)	1 globicaps 2	(1)	-		2	(1)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
		2 platyfrons 2	(1)	-		2	(1)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
22 MESOPROPITHECUS 5	(0)	1 pithecoïdes 5	(0)	-		5	(0)	0	(0)	0	(0)	1	(0)
31 ARCHAEOLEMUR 48	(12)	1 edwardsi 28	(6)	-		28	(6)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
		2 majori 20	(6)	-		20	(6)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
		3 platyrrhinus 0	(0)	-		0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
32 HADROPITHECUS 1	(1)	1 stenognathus 1	(1)	-		1	(1)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
41 PALAEOPROPITHECUS 23	(4)	1 insignis 6	(1)	-		6	(1)	0	(0)	0	(0)	1	(0)
		2 maximus 17	(3)	-		17	(3)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
42 ARCHAEOINDRI 1	(1)	1 fontoynonti 1	(1)	-		1	(1)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
51 MEGALADAPIS 33	(5)	1 madagascariensis 5	(1)	-		5	(1)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
		2 edwardsi 20	(3)	-		20	(3)	0	(0)	0	(0)	1	(0)
		3 grandidieri 8	(1)	-		8	(1)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
61 ADAPIS 2	(1)	1 parisiensis 0	(0)	-		0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
		2 magnus 2	(1)	-		2	(1)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
71 NOTARCTUS 1	(0)	1 osborni 1	(0)	-		1	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)

Source : MNHN, Paris

II. — LES MÉTHODES D'ÉTUDE ET LE MATÉRIEL DE TRAITEMENT

A. — Les espaces multidimensionnels

1. TABLEAU DES OBSERVATIONS

C'est le tableau des données pour les variables V_1, V_2...V_j... V_{jmax} mesurées sur les individus O_1, O_2... O_i... O_{imax}, jmax représentant le numéro de la dernière variable et imax le rang du dernier individu.

code	V_1	V_2	....	V_j	.....	V_{jmax}
O_1	$X_{1,1}$	$X_{1,2}$	....	$X_{1,j}$	.....	$X_{1,\,jmax}$
O_2	$X_{2,1}$	$X_{2,2}$	....	$X_{2,j}$	.....	$X_{2,\,jmax}$
.....	.....	.....	....	.....	.....	.....
O_i	$X_{i,1}$	$X_{i,2}$	....	$X_{i,j}$	.....	$X_{i,jmax}$
.....	.....	.....	....	.....	....	.....
O_{imax}	$X_{imax,1}$	$X_{imax,2}$	....	$X_{imax,j}$	.....	$X_{imax,\,jmax}$

2. — ESPACE DES VARIABLES — ESPACE DES OBSERVATIONS

Lignes et colonnes jouent un rôle symétrique dans le tableau des données. Cette remarque illustre le fait que le statisticien a le choix, pour raisonner, entre deux espaces :

a) *L'espace des variables* : c'est un espace dont la dimension est égale au nombre des variables (c'est-à-dire qu'il contient autant d'axes orthogonaux qu'il y a de variables), où, à chaque observation, correspond un point dont les coordonnées sont les mesures de chacune des variables prises sur l'individu considéré.

Exemple : 2.000 observations à 33 variables sont représentées par 2.000 points dans l'espace des variables à 33 dimensions.

b) *L'espace des observations* : c'est un espace dont la dimension est égale au nombre des observations (c'est-à-dire qu'il contient autant d'axes orthogonaux qu'il y a d'observations) et où chaque variable est représentée par un point dont les coordonnées sont les valeurs de cette variable pour chacune des observations.

Exemple : 2.000 observations à 33 variables sont représentées par 33 points dans l'espace des observations à 2.000 dimensions.

Source : MNHN, Paris

B. — Pondération des observations et des variables

1. — ENSEMBLE DES MESURES POUR LES OBSERVATIONS ET LES VARIABLES

1-1. Les observations.

La totalité des mesures prises sur un individu pour chacune des variables constitue une observation. Celle-ci correspond aux nombres d'une ligne du tableau des observations et pourrait se représenter graphiquement de la manière suivante :

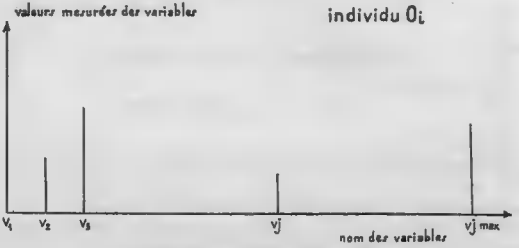


Fig. 3. — Observation : Représentation graphique

Ce graphique est caractéristique de chaque individu et lors de comparaisons entre observations, on effectue la comparaison de cet ensemble de mesures, variable par variable.

1-2. Les variables.

De la même manière, on considère la totalité des mesures correspondant à une variable prise sur chacun des individus, c'est-à-dire les nombres d'une colonne du tableau des observations.

On peut les représenter graphiquement comme ci-dessous :

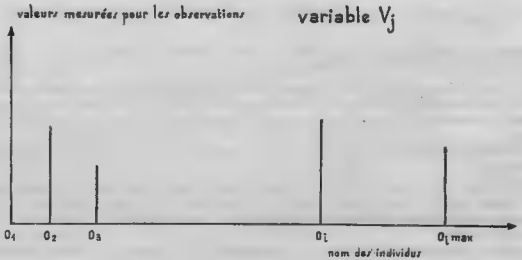


Fig. 4. — Variable : Représentation graphique

Source : MNHN, Paris

Ce graphique est caractéristique de chaque variable et lors de comparaisons entre variables, on effectue la comparaison de chaque mesure, individu par individu.

2. — LES PONDÉRATIONS

En fait, afin d'atténuer l'influence du facteur taille au profit du facteur forme (éviter le regroupement des individus présentant des dimensions du même ordre de grandeur indépendamment de la forme, en particulier les grands spécimens d'une part et les petits de l'autre), on est amené à « pondérer » les valeurs brutes. Les comparaisons et les classifications portent donc sur des valeurs pondérées.

2-1. Pondération des variables.

Afin d'équilibrer les influences des différentes variables, on est amené à pondérer celles-ci et plusieurs procédés sont utilisables :

2-1-1. *Variables centrées réduites.*

Les variables centrées réduites sont telles qu'on considère le rapport de l'écart par rapport à la moyenne à l'écart-type de la variable.

$$x_{i,\,j} = \frac{X_{i,\,j} - \bar{X}_j}{\sigma_j}$$

où $x_{i,\,j}$ = valeur centrée réduite de la variable V_j pour l'observation O_i

$X_{i,\,j}$ = valeur mesurée

$\bar{X}_j$ = valeur moyenne de la variable V_j pour les imax observations

σ_j = écart-type de la variable V_j

Malheureusement cette pondération, qui simplifie beaucoup les calculs, à l'inconvénient de n'atténuer que de manière imparfaite l'influence du facteur taille.

2-1-2. *Profil d'une variable.*

Le profil d'une variable est constitué par l'ensemble des valeurs obtenues en considérant le rapport de la valeur mesurée pour une variable sur un individu à la somme des valeurs mesurées pour cette variable sur chacun des individus, c'est-à-dire, pour le dénominateur, la somme des mesures contenues dans une colonne du tableau de données, ce qu'en abrégé on appelle le « poids » de la colonne.

$$x_{i,\,j} = \frac{X_{i,\,j}}{\sum_1^{imax} X_{i,\,j}} = \frac{X_{i,\,j}}{X_j}$$

où $x_{i,\,j}$ = valeur pondérée de la variable V_j pour l'observation O_i

$X_{i,\,j}$ = valeur mesurée.

X_j = poids de la colonne correspondant à la variable V_j pour les imax observations.

2-2. Pondération des observations.

Suivant un processus analogue au précédent, on est amené à pondérer les observations de manière à éliminer l'influence des individus de très grandes ou très petites dimensions.

Profil d'une observation.

C'est l'ensemble de mesures réduites telles que

$$X_{i,\,j} = \frac{X_{i,\,j}}{\sum_1^{jmax} X_{i,\,j}} = \frac{X_{i,\,j}}{X_i}$$

Source : MNHN, Paris

où $x_{i,j}$ = valeur pondérée de la variable V_j pour l'observation O_i

$X_{i,j}$ = valeur mesurée

X_i = poids de la ligne correspondant à l'observation Oi pour les jmax variables, c'est-à-dire le quotient de la valeur mesurée par le « poids de la ligne », somme des mesures correspondant à l'individu intéressé.

C. — Liaison entre profils et distances

Du tableau des observations, on déduit aisément les profils qui sont les lignes ou les colonnes des mesures pondérées de ce tableau. Toute analyse ou classification s'attache à définir la ressemblance entre les profils.

D'autre part, nous avons vu qu'à chaque observation, on peut associer un point dans un espace possédant autant de dimensions que le tableau a de colonnes. Ici la notion de ressemblance entre les individus est liée à la notion de voisinage de points, donc à la distance séparant les points. Ainsi la notion de similitude de profils a pour corollaire dans l'espace des variables, la notion de voisinage de points. Pour apprécier ce voisinage, nous introduisons le calcul d'une distance entre points dans cet espace.

D. — Principes des analyses factorielles

1. — REPRÉSENTATION GRAPHIQUE D'UN ESPACE À PLUSIEURS DIMENSIONS

La représentation graphique dans un plan des divers éléments d'une population est extrêmement précieuse, en particulier pour les naturalistes, car elle permet, dès l'abord, de « visualiser » ce qui à l'origine n'est qu'un tableau de chiffres : à chaque individu correspond un point O_i dont les coordonnées X_1 et X_2 sur deux axes rectangulaires OV_1 et OV_2 ont pour valeur les mesures des variables V_1 et V_2 prises sur cet individu.

Les mesures peuvent être résumées dans un tableau du type suivant :

code	V_1	V_2
O_1	$x_{1,1}$	$x_{1,2}$
O_2	$x_{2,1}$	$x_{2,2}$
...	...	...
O_i	$X_{i,1}$	$X_{i,2}$
...	...	...
O_{imax}	$X_{imax,1}$	$X_{imax,2}$

La représentation graphique fait apparaître un ensemble de points, le « nuage », souvent discontinu, où on peut circonscrire des groupements plus ou moins denses de points par des ellipses d'inertie concentriques, autour du centre de gravité du nuage.

La forme de ces associations de points, leur plus ou moins grand éloignement, permet de définir les caractéristiques des divers groupes ainsi séparés graphiquement, en particulier la moyenne et la variabilité pour les caractères considérés, et parfois de déduire comment ces sous-ensembles dérivent les uns des autres.

Cette méthode à l'inconvénient d'être extrêmement longue puisqu'elle implique de construire un graphique par ensemble des variables prises deux à deux, soit dans notre cas, pour 33 variables, plus de 500 graphiques ($\frac{33 \times 32}{2}$).

Source : MNHN, Paris

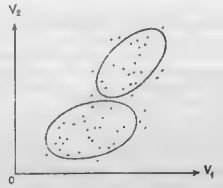


FIG. 5. — Répartition d'un nuage de points en deux sous-ensembles circonscrits par des ellipses d'inertie dans un espace à deux dimensions.

D'autre part, il est pratiquement impossible d'étendre cette méthode à trois axes de coordonnées rectangulaires car les problèmes de représentation en perspective dans un plan sont pratiquement insolubles.

code	V_1	V_2	V_3
O_1	$X_{1,1}$	$X_{1,2}$	$X_{1,3}$
O_2	$X_{2,1}$	$X_{2,2}$	$X_{2,3}$
...	...	...	...
O_i	$X_{i,1}$	$X_{i,2}$	$X_{i,3}$
...	...	...	...
O_{imax}	$X_{imax,1}$	$X_{imax,2}$	$X_{imax,3}$

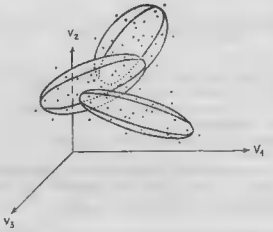


FIG. 6. — Répartition d'un nuage de points en trois sous-ensembles circonscrits par des ellipsoïdes d'inertie dans un espace à trois dimensions.

Au-delà de trois variables étudiées simultanément, la représentation graphique, si concrète pour deux variables, devient inutilisable et très rapidement, à mesure que le nombre des variables croît, l'esprit ne réalise plus les relations entre les divers points d'un nuage dans un espace multidimensionnel.

Les analyses factorielles permettent de rendre compréhensibles, dans un espace accessible, des relations qui seraient évidentes si on pouvait les appréhender directement dans l'espace multidimensionnel.

Source : MNHN, Paris

2. — NOTION DE FACTEURS

L'analyse factorielle a pour but de fournir d'un espace de dimension élevée, avec le minimum de perte d'information, une représentation dans un espace de faible dimension dont les axes, les « axes factoriels » ou « axes principaux », correspondent à de nouvelles variables, les « facteurs » auxquels on peut très souvent associer une signification objective.

Par exemple, pour 2.000 crânes de Lémuriens sur lesquels ont été prises 33 mesures (2.000 points-observations dans un espace à 33 dimensions), on condense ces données, avec une déformation minimale, dans un espace à 3 variables. Il sera facile d'obtenir une image plane du nouvel ensemble puisque les axes factoriels pris deux à deux définissent des « plans factoriels » ou « plans principaux », c'est-à-dire les plans sur lesquels la projection du nuage se fait avec le minimum de déformation. Les axes factoriels se déduisent du système d'axes orthogonaux initial par une translation suivie d'une rotation telle que les nouveaux axes coïncident avec les directions de plus grande densité de points-observations et de points-variables, et leur origine avec le centre de gravité du nuage.

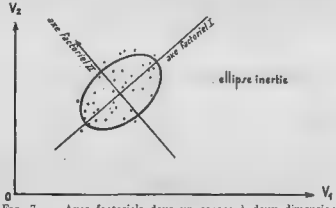


FIG. 7. — Axes factoriels dans un espace à deux dimensions.

En fait, ce sont les premiers axes factoriels qui sont surtout porteurs d'information : ils correspondent au système d'axes orthogonaux des plus grands axes de l'ellipsoïde d'inertie, tels que l'ensemble des projections orthogonales des distances des points pris deux à deux dans l'espace initial, sur ces nouveaux axes, respecte le mieux ces distances.

Plus le nuage est étiré suivant les premiers axes, meilleure sera la représentation dans un espace de faible dimension :

— Si le nuage, dans un espace à n dimensions, est une sphère de densité uniforme, il n'y a pas d'axes principaux privilégiés, et on peut dire que tout diamètre constitue un axe factoriel qui porte $100\,\frac{1}{n}\,\%$ de l'information, c'est-à-dire de l'inertie totale du nuage.

— Un nuage discoïde sera très bien représenté par sa projection sur son plan équatorial qui constitue son premier plan factoriel : en effet les deux premiers axes factoriels s'identifient aux deux axes de l'ellipse passant par le plan équatorial du nuage.

Exemple : pour 33 variables les axes principaux peuvent porter les pourcentages successifs suivants de l'information.

1° axe : 60 % de l'inertie
2° axe : 15 % de l'inertie
3° axe : 7 % de l'inertie
4° axe : 4 % de l'inertie
5° axe : 3 % de l'inertie

Source : MNHN, Paris

Les trois premiers axes cumulent 82 % de l'inertie tandis qu'à partir du cinquième, celle-ci tombe en dessous de la moyenne qui est ici de 3,33 % : la représentation du nuage de points à 33 dimensions par projection dans un espace à 3 dimensions sera bonne puisque la perte d'information ne sera que de 18 %.

3. — PROJECTION DE L'ESPACE DES VARIABLES ET DE L'ESPACE DES OBSERVATIONS

Il est possible de superposer l'espace des variables et l'espace des observations en faisant coïncider les axes factoriels, et de superposer, après réduction à une même échelle, les projections des imax « points-observations » de l'espace des jmax variables et les jmax « points variables » de l'espace des imax observations sur les axes factoriels communs. C'est ce qui se trouve réalisé dans les analyses factorielles les plus élaborées.

Dans les plans principaux, les « points-observations » et les « points-variables » se côtoient, disposés de telle sorte que :

— deux « points-observations » sont d'autant plus voisins que les deux individus sont plus semblables suivant l'ensemble des variables considérées.

— deux « points-variables » sont d'autant plus rapprochés que ces deux variables sont plus liées dans leurs variations chez l'ensemble des individus considérés.

— un « point-observation » et un « point-variable » sont d'autant plus voisins que l'individu correspondant présente, pour cette variable, une valeur relativement élevée : on dit encore, dans ce cas, que les points-variables sont les barycentres des points-observations et réciproquement.

4. — NOTION DE DISTANCE

Pour que la déformation du nuage de points soit minimale lors de la projection sur les axes recherchés, il faut et il suffit que les projections sur ces axes des distances entre les imax « points-observations » ou les jmax « points-variables », suivant l'espace choisi, soient les plus voisines des distances initiales.

Les diverses méthodes d'analyse factorielle diffèrent par le processus mathématique choisi pour réduire la variation des distances lors de la projection sur les axes.

5. — ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

Cette méthode va nous permettre d'aborder simplement la technique de l'analyse factorielle.

Dans l'espace des variables V à jmax dimensions, deux points-observations O_i et $O_{i'}$ sont tels que leur distance constitue une caractéristique de la ressemblance des deux individus correspondants.

A chacune des observations correspond un vecteur O_i à jmax composantes sur les jmax « axes-variables ».

La distance $d(O_i, O_{i'})$ est telle que :

$$d^2(O_i, O_{i'}) = \sum_1^{jmax} (x_{ij} - x_{i'j})^2$$

où $d(O_i, O_{i'})$ = distance $O_iO_{i'}$

x_{ij} = valeur de la variable V_j, pour l'observation O_i

jmax = nombre total de variables.

Elle est d'autant plus faible que les valeurs de chaque couple x_{ij} et $x_{i'j}$ sont plus voisines pour chacune des valeurs de j.

Si un troisième point est tel que :

$$d^2(O_i, O_{i'}) = d^2(O_i, O_{i''})$$

Source : MNHN, Paris

on a

$$\sum_1^{jmax} (x_{ij}-x_{i'j})^2 = \sum_1^{jmax} (x_{ij}-x_{i''j})^2$$

Cette formule est d'interprétation délicate puisqu'elle n'identifie pas les composantes responsables de cette égalité.

Notons que c'est ici que se pose le problème d'une pondération au niveau des variables : si pour la variable j_p correspond une dimension nettement plus grande que celles des autres variables, le terme $(x_{ij_p}-x_{i'j_p})^2$ sera pondérant dans la somme de type

$$\sum_1^{jmax} (x_{ij}-x_{i'j})^2$$

et la variable j_p aura un poids supérieur aux autres dans le calcul de la distance de deux points-observations. C'est pourquoi on utilise des valeurs pondérées qui, pour cette méthode, sont les variables centrées réduites.

Cherchons la droite F, sous-espace à une dimension de l'espace V tel que les projections des points-observations mesurées sur cette droite respectent le mieux les distances $O_i\ O_{i'}$ de l'espace V.

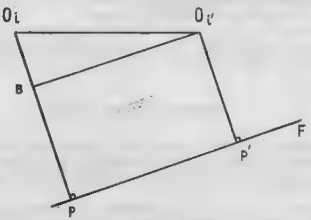


FIG. 8. — Projection de la distance d (O_i, $O_{i'}$) sur un axe F

D'après le théorème de Pythagore, la distance $O_i\ O_{i'}^2$ dans l'espace V à jmax dimensions se décompose en distance $O_{i'}B^2$ et BO_i^2, ce dernier terme correspond à un vecteur à (jmax-1) dimensions orthogonal à F.

Pour que la déformation au cours de la projection soit minimale, il nous faut donc trouver le sous-espace F qui « maximise » les distances projetées $O_{i'}\ B^2 = PP'^2$ (ou ce qui revient au même, qui « minimise » les « distances résiduelles » de type O_iB^2) pour tous les couples de points-observations : il faut donc « maximiser » l'expression :

$$\sum_1^{\frac{imax\ (imax\ -\ 1)}{2}} PP'^2 \quad \text{pour les } \frac{imax\ (imax\ -\ 1)}{2} \text{ couples de points.}$$

Si on cherche le sous-espace P à deux dimensions, c'est-à-dire un plan ayant les mêmes propriétés de déformations minimales lors de la projection du nuage, on s'aperçoit qu'il contient F_1, le premier axe factoriel, ainsi que le sous-espace à une dimension F_2 orthogonal à F_1 et possédant secondairement lui aussi la propriété de déformation minimale : c'est le deuxième axe factoriel. Il en est de même si on veut construire le deuxième plan principal qui est en fait le plan contenant les facteurs 1 et 3. En

Source : MNHN, Paris

construisant un stéréogramme, on peut étudier la projection du nuage de points multidimensionnels dans un espace à 3 dimensions basé sur les 3 premiers axes factoriels et contenant donc les 3 premiers plans factoriels 1-2, 1-3 et 2-3.

6. — ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

Cette méthode traite les données comme des variables aléatoires, c'est-à-dire en tenant compte de la probabilité pour une variable d'avoir une certaine valeur, compte tenu des valeurs des autres variables.

Par exemple, considérons un tableau de comptage où la valeur n_{ij} à l'intersection de la colonne j et de la ligne i correspond au nombre de fois où les caractères i et j sont associés :

	V_1	V_j	V_{jmax}
I_1			
I_i		$n_{i,j}$	
I_{imax}			

En notation probabiliste, on a :

$$N = \sum_{imax,\ jmax} n_{i,j}$$

$P_{i,j} = \frac{n_{i,j}}{N}$ est une estimation de probabilité : c'est la probabilité d'avoir le caractère j pour une observation i.

$P_i = \sum_{jmax} \frac{n_{i,j}}{N}$ caractérise l'importance de l'observation i, $P_j = \sum_{imax} \frac{n_{i,j}}{N}$ caractérise l'importance de la variable j.

On peut dresser le tableau de correspondance suivant :

	V_1	V_j	V_{jmax}	
O_1				
O_i		$P_{i,j}$		$\sum_{jmax} P_{i,j} = P_i$
O_{imax}				
	$\sum_{imax} P_{i,j} = P_j$			$\sum_{imax} \frac{P_{i,j}}{P_j} = 1$

$\sum_{jmax} \frac{P_{i,j}}{P_j} = 1$

Source : MNHN, Paris

$$\sum_{imax,\ jmax} P_{i,j} = 1$$

On peut raisonner de manière analogue sur un tableau de mensurations :

	V_1	V_j	V_{jmax}
O_1			
O_i		$X_{i,j}$	
O_{imax}			

Si $X = \sum_{imax,\ jmax} X_{i,j}$ on peut définir : $x_{i,j} = \frac{X_{i,j}}{X}$

Nous pouvons donc dresser, à partir du tableau de mensuration un tableau analogue à un tableau de correspondance.

	V_1	V_j	V_{jmax}
O_1			
O_i		$x_{i,j}$	
O_{imax}			

$\sum_{jmax} x_{i,j} = x_i$ = poids de la ligne

$\sum_{jmax} \frac{x_{i,j}}{x_i} = 1$

$\sum_{imax} x_{i,j} = x_j$ = poids de la colonne

$\sum_{imax} \frac{x_{i,j}}{x_j} = 1$

$$\sum_{imax,\ jmax} x_{i,j} = 1$$

Poursuivons le raisonnement en termes de probabilité appliqué à des études de dénombrement.

Nous cherchons à définir géométriquement les éventuelles proximités entre les lignes et les colonnes du tableau de correspondances, compte tenu des poids différents de ces lignes et de ces colonnes.

Source : MNHN, Paris

Dans l'espace R^{imax}, construisons un nuage de points I^{i}_{j} dont les coordonnées ont pour valeurs

$$\left(\frac{P_{i,j}}{P_i}\right) = j \ (j\text{max}$$

Les coordonnées des imax point I^{i}_{j} vérifient la relation :

$$\sum_{imax} \frac{P_{i,j}}{P_i} = 1 \text{ pour toutes les valeurs de } i \text{ ; ces points sont con-}$$

tenus dans l'hyperplan (sous-espace à (jmax — 1)dimensions).

Si deux points sont proches dans cet espace, les « profils » des lignes représentées par ces points sont voisins.

La distance entre ces points pourrait s'évaluer :

$$d^2 (I, I') = \sum_{jmax} \left(\frac{P_{i,j}}{P_i} - \frac{P'_{i',j}}{P_{i'}}\right)^2$$

Dans cette formule intervient la comparaison terme à terme des jmax éléments des profils de i et i'.

Si les valeurs Pj_o sont considérables, le terme

$$\frac{P_{i,jo}}{Pi} - \frac{P'_{i',jo}}{P_{i'}}$$

va devenir prépondérant dans le calcul de d^2 (I, I') et jouer un rôle excessif dans la détermination des proximités.

L'expression pondérée :

$$d^2 (I, I') = \sum_{jmax} \frac{1}{P_j} \left[\frac{P_{i,j}}{P_i} - \frac{P'_{i',j}}{P_{i'}}\right]^2$$

a le mérite d'atténuer ces dominantes. Pour les points variables, la distance se déduit de la formule précédente en substituant j à i et inversement.

C'est cette formule que nous utiliserons pour notre tableau de mensurations et la distance entre deux points O et O' dans l'espace à jmax dimensions sera :

$$d^2 (O, O') = \sum_{jmax} \frac{1}{X_j} \left[\frac{X_{i,j}}{X_i} - \frac{X'_{i',j}}{X_{i'}}\right]^2$$

On reconnait ici l'expression du type $\frac{X_{i,j}}{X_i} = x_{i,j}$ qui est un élément du profil de l'individu Oi

Symétriquement pour les points-variables la formule de distance est du type :

$$d^2 (V, V') = \sum_{imax} \frac{1}{X_i} \left[\frac{X_{i,j}}{X_j} - \frac{X_{i,j'}}{X_{j'}}\right]^2$$

Comme pour l'analyse en composantes principales, c'est le calcul matriciel qui va permettre de définir les axes factoriels principaux sur lesquels les projections des distances entre les divers points du nuage sont les plus voisines des distances réelles dans l'espace multidimensionnel. Les développements mathématiques de la méthode sont décrits par J. P. Benzecri (1969, 1970 et 1973), Cordier (1969), Deniau (1969), Lebart et Fénelon (1971).

Source : MNHN, Paris

La présentation simultanée, sur un plan défini par deux de ces axes, de la projection des points-observations et des points-variables permettra donc d'interpréter les associations d'individus sous l'influence des différentes variables.

7. — PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

— Diagrammes.

La présentation des points de l'espace multidimensionnel dans un espace accessible se fait successivement dans 3 plans factoriels : le plan I contenant les axes I et II, le plan II contenant les axes I et III et le plan III contenant les axes II et III, ce dernier présentant moins d'intérêt.

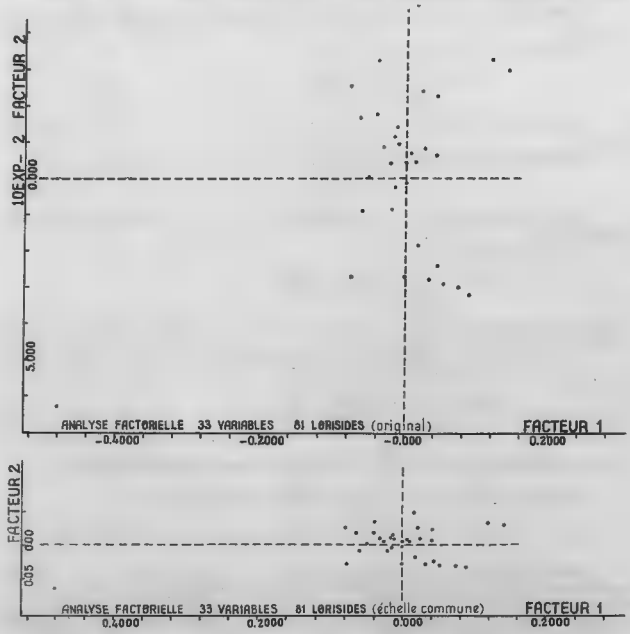


FIG. 9. — Échelles des axes d'un diagramme factoriel (exemple : 81 Lorisidés — 33 points variables).

Source : MNHN, Paris

Pour chaque analyse, la machine dessine 3 premiers diagrammes (environ 20 × 29 cm) ne comportant que la distribution des points-variables suivant les 3 premiers plans factoriels, puis 3 diagrammes de plus grandes dimensions (environ 35 × 50 cm) où sont représentés simultanément les points-variables et les points-observations.

Le format du diagramme étant fixe, il se pose un problème d'échelles car celles-ci sont différentes pour chacun des trois axes puisque la totalité de leur longueur est utilisée.

Les projections des nuages de points sur les plans factoriels sont donc déformées et pour recréer une image conforme et cohérente, il faut corriger les distorsions d'échelles. Par exemple, sur le diagramme n° 1 (81 Lorisidés, 33 variables, axes I et II), la prédominance de l'axe I dans le premier plan factoriel est masquée.

En effet (fig. 9), l'échelle sur l'axe II, pour lequel les graduations sont affectées du coefficient « 10 EXP-^{2} », soit 10^{-2}, est environ 5 fois plus grande que sur l'axe I. Pour avoir une image du nuage de points suivant une échelle homogène, il faut contracter ce nuage dans les proportions de 2 à 5,3 suivant l'axe II.

— Stéréogrammes tridimensionnels

A partir des coordonnées des points variables et des points individus dans les deux premiers plans factoriels, il est facile de reconstituer le « premier volume factoriel » (axes I, II et III) : c'est la projection la plus fidèle du nuage multidimensionnel dans un espace à trois dimensions.

La matérialisation de cet espace a été effectuée en symbolisant les points par des petites perles colorées portées par des fils de fer fichés dans une plaque de polystyrène expansé. Sur cette plaque de base est collé le diagramme figurant le plan I. Les supports, coupés à une longueur correspondant à leur abscisse mesurée sur le plan II à partir d'une ligne de base, sont directement plantés sur les codes figurés sur le plan I.

Ce montage peut faire l'objet de photographies stéréoscopiques sur papier à examiner de préférence avec un stéréoscope à grand écartement ou de diapositives également stéréoscopiques, à observer avec une visionneuse.

E. — Principes des classifications automatiques

1. — CLASSIFICATION ET CLASSEMENT

On confond souvent, sous le vocable classification, deux notions très différentes :

— la classification s.s : à partir d'un échantillon ou d'une population de i individus pour lesquels on dispose de j variables, on souhaite subdiviser l'ensemble des i individus en certain nombre de classes *, groupes d'individus semblables, de nombre souvent mal défini, ou, à la limite, en autant de classes qu'il y a d'individus.

— le classement : à partir de k populations d'individus pour lesquels on dispose de j variables, on souhaite déterminer à quel échantillon on doit rattacher un individu supplémentaire pour lequel on dispose des mêmes données.

Le problème auquel nous nous sommes attachés est celui de la classification : nous avons recherché des mesurations prises sur le crâne permettant de regrouper des individus classiquement associés en paléontologie et en zoologie. On pourrait donc parler de taxonomie numérique. En fait, si les classifications obtenues se superposent parfois étroitement aux classifications biologiques, là n'était pas le but recherché : nous n'avons pas essayé de retrouver ou de recréer une nouvelle classification mais d'expliquer les rapprochements entre groupes ou individus déterminés par diverses classifications automatiques.

* Le terme de classe est utilisé ici dans son sens mathématique.

Source : MNHN, Paris

Cette interprétation est faite grâce aux résultats de l'analyse factorielle des correspondances. Notons qu'en elle-même, l'analyse factorielle constitue, dans les cas favorables, une classification : si le nuage de points est découpé en sous-ensembles correspondant à des groupes bien individualisés, ces éléments vont se projeter plus ou moins isolément sur les plans factoriels.

2. — VARIÉTÉS DANS LES PROCESSUS DE CLASSIFICATION

Si le classement a fait l'objet de nombreuses études par les mathématiciens (analyse discriminante FISHER, 1936) la classification a été généralement délaissée. Ce désintéressement s'explique vraisemblablement par le fait qu'il s'agit à première vue d'un problème mal défini, le nombre des classes n'étant généralement pas connu à priori ; d'autres part, les hypothèses habituelles, de normalité notamment, sont souvent difficilement admissibles ici. Ceci n'a cependant pas empêché l'éclosion d'un très grand nombre de méthodes de classification imaginées par les utilisateurs eux-mêmes, psychologues (classification de tests ou d'individus testés), biologistes (taxonomies numériques, zoologiques ou botaniques), phytosociologues (classification d'associations végétales), pédologues (classification des sols). Récemment Monsieur Benzecri, Directeur de l'Institut de Statistiques de l'Université de Paris (I.S.U.P.), s'est penché en statisticien sur ce type de problème, sur l'analyse des données, en s'intéressant aux applications (colloque de Nice, 1970, destiné à des Naturalistes).

De manière générale, les méthodes consistent à comparer les individus deux à deux en définissant soit un coefficient de similitude, de liaison... (coefficients de dénomination et de signification variées, propres aux divers auteurs), soit une distance (de métriques là aussi très diverses) et d'effectuer soit des subdivisions successives dans l'ensemble initial, soit au contraire de regrouper progressivement tous les individus.

a) — CLASSIFICATIONS DESCENDANTES OU PAR SUBDIVISIONS SUCCESSIVES.

Exemple : méthode de Goodall (1953) appliquée à la phytosociologie.

Les données sont constituées par des stations (les observations) où sont effectués des relevés floristiques (les variables : abondance ou présence-absence des espèces végétales). Pour chaque couple d'espèces, l'auteur calcule un coefficient de liaison qui peut être par exemple un coefficient de corrélation entre les espèces, ce qui lui permet de déterminer les deux espèces le plus souvent associées. GOODALL propose ensuite plusieurs méthodes qui consistent toutes à réaliser un premier partage basé sur la présence de ces deux espèces.

L'une d'entre elles consiste à réunir en un premier groupe les relevés contenant celle de ces deux espèces qui est la plus fréquente. Les coefficients interspécifiques de ce premier sous-ensemble sont recalculés et permettent une nouvelle subdivision. Le processus est poursuivi jusqu'à l'obtention d'un groupe de relevés ne présentant plus de liaison significative entre les espèces. Tous les relevés écartés sont ensuite repris et analysés successivement de la même façon.

Cette technique aboutirait en botanique et zoologie à des clés dichotomiques de détermination. Or l'expérience montre que l'établissement de telles clés est une opération extrêmement difficile où se sont illustrés les plus grands botanistes et zoologistes. En effet, le processus implique une hiérarchisation des caractères qui nécessite une très grande connaissance du matériel à classer.

b) MÉTHODE ASCENDANTE OU PAR REGROUPEMENTS SUCCESSIFS.

Exemple 1 : Méthode de Sørensen (1948) appliquée à la phytosociologie.

Après avoir calculé un coefficient de similitude pour chaque couple de relevés (rapport du nombre d'espèces communes aux deux relevés, au nombre moyen d'espèces présentes dans chacun d'eux) Sørensen constitue, à un premier échelon, des groupes pour lesquels les différents relevés sont liés par des coefficients de similitude supérieurs à une valeur minimum donnée (par exemple 70 %). Les groupes sont ensuite réunis en un deuxième échelon puis un troisième... en des unités de plus en plus vastes correspondant à des coefficients de similitude de plus en plus bas.

Source : MNHN, Paris

Exemple 2 : Méthode de taxonomie numérique de Sokal et Sneath (1962-1963).

1) Les diverses méthodes proposées par Sokal et ses collaborateurs (Sokal et Michener) s'apparentent aux méthodes de Sørensen. La base de départ est généralement la matrice des coefficients de corrélation entre variables et l'introduction d'un individu dans un groupe dépend du degré de similitude moyen de cet individu avec tous les membres du groupe.

2) Pour chaque couple de microorganismes Sneath (1957) calcule un coefficient de similitude (pourcentage de caractères communs à deux observations), puis procède ensuite à des regroupements successifs selon un processus analogue à celui adopté par Sørensen en sociologie végétale. Cependant, alors que Sørensen n'introduit dans un groupe que les individus qui sont suffisamment voisins de tous les membres de ce groupe, Sneath procède à un tel regroupement dès qu'un individu est très semblable à un membre quelconque du groupe considéré, ce qui détermine évidemment des groupes plus hétérogènes.

3. — LES CLASSIFICATIONS UTILISÉES POUR LA CRANIOLOGIE DES LÉMURIENS

La revue précédente ne donne qu'une petite idée de la variété des méthodes et des... résultats des classifications automatiques. Monsieur A. Forcade a adapté à nos données quatre variantes d'une méthode de classification ascendante hiérarchique que nous avons appliquées à divers groupes de Lémuriens. Nous nous sommes rendus compte que l'une d'entre elles, plus élaborée, fournit des regroupements plus conformes à la classification des naturalistes. C'est par conséquent cette classification qui a été largement exploitée, les trois autres n'ayant été utilisées qu'accessoirement, pour préciser certains rapprochements. C'est à un mathématicien que reviendra le rôle de comparer ces quatre classifications sur un plan théorique.

a) Principe de la méthode utilisée.

C'est une classification ascendante qui construit une hiérarchie complète de classes à partir de la base où chaque individu constitue une classe. Le processus d'agrégation consiste à créer de nouvelles classes plus vastes par réunion de deux classes déjà formées, les plus proches suivant le critère utilisé : au départ, parmi les i individus constituant les i classes de base, les deux classes les plus proches sont regroupées en une nouvelle classe qui prend la place des deux précédentes ; nous avons créé une nouvelle classe et il reste maintenant i-1 classes à regrouper. A nouveau les proximités des classes prises deux à deux sont comparées et les deux classes les plus voisines sont regroupées, qu'il s'agisse de deux individus isolés ou d'un individu isolé et la classe précédemment créée. Nous avons créé depuis le début du processus deux classes, la première pouvant être contenue dans la seconde, et il reste (i-2) classes, y compris les deux nouvelles, à hiérarchiser. De proche en proche on arrive à créer (i-1) classes hiérarchisées, la dernière englobant tous les individus.

b) Préparation des données.

Afin de limiter l'influence de la taille des individus et la prépondérance de certaines variables de grandes valeurs absolues, ce ne sont pas les données brutes qui sont utilisées mais les profils des observations.

$$x_{i,j} = \frac{X_{i,j}}{\sum_{\text{jmax}} X_{i,j}}$$

où $x_{i,j}$ = valeur pondérée de la variable V_j pour l'observation O_i
$X_{i,j}$ = valeur mesurée de la variable V_j pour l'observation O_i
jmax = nombre de variables

c) Proximité et processus d'agrégation.

— Les proximités.

Reprenons nos imax individus pour lesquels nous possédons jmax caractères et plaçons-nous dans l'espace à jmax dimensions où chaque individu est représenté par un vecteur qui a pour origine

Source : MNHN, Paris

l'origine des axes de coordonnées et pour extrémité un point dont les coordonnées sur les jmax axes correspondent à la valeur des caractères mesurés.

Les proximités entre individus symbolisées par ces vecteurs peuvent être définis de plusieurs manières : par exemple, l'angle de divergence des deux vecteurs, la distance entre les deux extrémités... C'est cette dernière valeur qui a été utilisée dans les trois premières classifications.

A partir de cette distance dans l'espace multidimensionnel, on peut envisager plusieurs processus d'agrégation, c'est à dire de constitution de classe par intégration d'un nouvel individu ou d'une classe précédemment formée. Ils diffèrent par le mode de calcul de la distance entre une classe nouvellement constituée et les autres. Les trois processus suivants ont été utilisés :

— Agrégation par l'ultramétrique inférieure.

Les deux premiers individus réunis O_I et O_i' en une classe O_{Imax+1} sont ceux pour lesquels la distance est minimale et la distance entre cette classe et un individu O_i'' sera la plus petite des distances O_i'' O_I et O_i'' O_i'. La deuxième classe créée O_{jmax+2} sera constituée :

1) soit par la nouvelle classe O_{Imax+1} et l'individu le plus voisin O_i'', ce qui peut se schématiser dans un plan par la figure 10.

Fig. 10. — Agrégation par l'ultramétrique inférieure (exemple 1)

2) soit par le regroupement des deux individus les plus voisins entre eux, $O_{i\ iii}$ et $O_{i\ iv}$, si la distance $O_{i\ iii}$, $O_{i\ iv}$ est inférieure à la distance [O_{Imax+1}, tout point-individu] (fig. 11).

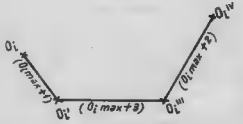


Fig. 11. — Agrégation par l'ultramétrique inférieure (exemple 2)

Ce n'est qu'éventuellement que ces deux classes pourront être regroupées à l'agrégation suivante dans une classe O_{Imax+3} comme représenté ci-dessus.

Le processus est poursuivi jusqu'à constitution d'une ultime classe qui regroupe tous les individus.

Cette technique consiste donc, comme celle de Sørensen, à réunir à un groupe un ensemble d'individus (pouvant se réduire à 1) dont l'un est voisin d'un des individus de ce groupe.

Elle est caractérisée par un chaînage très marqué dans les groupes homogènes, les agrégations se faisant de proche en proche, à des niveaux s'élevant très progressivement à mesure que les distances augmentent. Cette méthode met en évidence les individus singuliers, très éloignés, donc agrégés à un niveau très élevé : cette classification permet en particulier de déceler les individus pour lesquels des erreurs ont été introduites à la perforation des données sur cartes.

Source : MNHN, Paris

— Agrégation par l'ultramétrique supérieure ou par le diamètre.

L'agrégation se fait suivant un processus analogue en utilisant pour distance entre une classe nouvellement créée et une autre, la plus grande distance existante entre les éléments de ces deux classes (fig. 12).

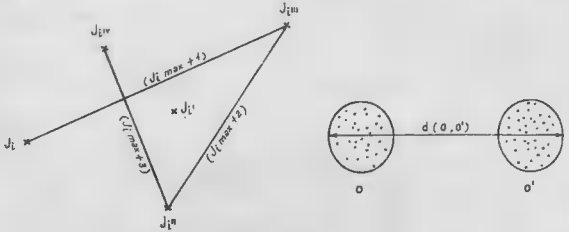


FIG. 12. — Agrégation par l'ultramétrique supérieure

Le chaînage disparaît mais comme la précédente, cette méthode se révèle superficielle car elle néglige une très grande part de l'information, la distance utile étant la plus grande ou la plus petite de celles qui séparent deux individus appartenant à deux ensembles distincts.

— Agrégation par la moyenne.

Ce type d'agrégation est un moyen terme entre les deux précédentes puisqu'il met en jeu simultanément les distances inférieures et supérieures : la distance entre un nouveau groupe et un autre sera la moyenne des distances mutuelles entre les individus du premier et du second. A chaque pas de l'agrégation on réunira les deux groupes dont la distance est minimale.

Cette méthode est déjà beaucoup plus fidèle par rapport à la dispersion multidimensionnelle car elle tient compte de la taille des groupes formés et de la dispersion intra-groupe.

— Agrégation par la variance.

L'agrégation par la variance est une méthode plus complexe, qui lors de l'agrégation de deux groupes déjà constitués, tient compte de la position relative de tous les points. C'est la méthode qui utilise le maximum d'information sur les individus et c'est celle qui restitue le mieux les proximités de l'espace multivariable. C'est elle qui donne, pour un nombre de variables suffisant, les classifications qui se rapprochent le plus de celles établies par les naturalistes.

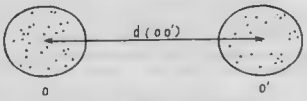


FIG. 13 — Agrégation par la variance

En effet la méthode consiste à calculer les variances intra-groupes et à les « minimiser » tout au long du processus, c'est-à-dire à minimiser la distance à l'intérieur des groupes successifs. Les variances de groupe seront calculées en utilisant comme distance euclidienne celle de l'analyse des correspondances. Le processus mathématique est développé dans les travaux publiés par l'I.S.U.P. (BENZECRI, 1969 ; ROUX, 1968).

Source : MNHN, Paris

d) Dendrogrammes.

Comme pour la plupart des classifications, les résultats seront exprimés sous forme de dendrogramme qui se présente comme un graphique à deux dimensions : l'axe des abscisses porte, régulièrement espacés, les codes simplifiés des individus, classés suivant un ordre déterminé permettant de tracer l'arbre hiérarchique ; l'axe des ordonnées correspond au niveau d'agrégation.

L'arbre se présente comme un tracé dichotomique basé sur la série des individus ordonnés. Chaque nœud, point de jonction des tracés se rendant à deux nœuds précédemment définis (l'un de ces nœuds ou les deux peuvent correspondre à une classe représentée par un individu unique), symbolise une classe définie par sa position sur l'axe des abscisses, intermédiaire entre les deux nœuds antérieurs, et son ordonnée qui indique le degré de similarité des ensembles regroupés dans cette nouvelle classe (fig. : 14).

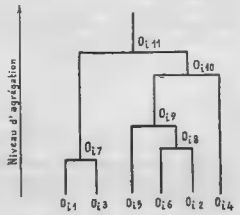


Fig. 14. — Dendrogramme pour 6 observations

Il y a donc, pour imax individus, (imax-1) nœuds qu'on peut numéroter hiérarchiquement de (imax + 1) à (2 imax-1).

Le dendrogramme donne une image très accessible des similitudes entre individus, les observations agrégées les plus basses étant les plus « ressemblantes », (en particulier lorsque deux individus sont identiques, l'agrégation se fait au niveau 0), les ensembles regroupés aux niveaux les plus élevés correspondant à des entités bien individualisées.

Cependant ces dendrogrammes ne doivent pas faire illusion : toute classification est arbitraire et la machine est aveugle : elle se contente d'opérer les regroupements à partir des algorithmes qui sont introduits en même temps que les données, et le dendrogramme ne traduit pas le processus d'agrégation qui ne transparaît que dans le titre artificiellement introduit. C'est pourquoi nous avons à chaque fois obtenu 4 classifications sensiblement différentes et il aurait été possible d'en produire plusieurs dizaines. Les dendrogrammes doivent donc être interprétés en fonction du processus de regroupement et en mettant en évidence le rôle des principales variables intervenant dans l'établissement des rapprochements. Cette analyse sera réalisé à partir des résultats de l'analyse factorielle. Réciproquement, les classifications automatiques permettent de mettre en évidence comment on peut relier entre eux, suivant un dendrogramme à deux ou trois dimensions, les groupes différenciés par l'analyse factorielle.

F. — Étude des caractères évolutifs anatomiques et biologiques

L'analyse factorielle fait apparaître des nuages de points-observations qui correspondent généralement aux genres classiquement distingués. Mais les stéréogrammes tridimensionnels, pas plus que les projections planes, ne donnent une image polarisée, c'est-à-dire phylétique du groupe étudié.

Source : MNHN, Paris

Toutes les caractéristiques morphologiques du crâne mises en évidence par l'analyse factorielle (sphérisation de la boîte crânienne, extension relative de la face et de l'arrière-crâne, développement des orbites...) donnent une image globale de chaque crâne, reflet des différenciations qui affectent le squelette céphalique. Mais ces analyses, comme les résultats des classifications automatiques, sont basées sur les phénotypes ; elles négligent donc les processus par lesquels sont obtenues les formes résultantes. En particulier les formes vicariantes, c'est-à-dire issues d'une proche souche commune mais vivant dans des aires géographiquement disjointes où elles occupent des niches écologiques semblables, seront artificiellement rapprochées. Cela risque d'être également le cas pour des formes convergentes, phylogénétiquement beaucoup plus éloignées, mais réalisant des types morphologiques voisins à partir d'une architecture anatomique différente.

C'est pourquoi une analyse critique des résultats obtenus devra s'attacher à rechercher la signification des voisinages, à distinguer les relations phylogénétiques vraies, les parallélismes et les convergences. On débouche ainsi sur une étude qui tentera, dans une perspective historique, de dégager les successions des types ayant abouti aux formes actuelles. Les jalons constitués par les fossiles seront alors précieux car en plus des renseignements morphologiques fournis par les squelettes, ils permettent d'étalonner l'échelle des temps et de réaliser des chronodendrogrammes.

Cependant l'étude phylogénétique des formes actuelles ne sera pas basée exclusivement sur les caractères craniologiques, ni même relatifs à l'ensemble du squelette, mais sur le plus grand nombre de spécialisations anatomiques et biologiques à signification évolutive.

L'étude des relations phylogénétiques s'inspirera des recherches de Hennig (1950 ; 1966), développées par Brundin (1966 ; 1968) et qu'on peut résumer de la manière suivante :

Pour qu'une espèce x soit plus voisine d'une espèce y que d'une autre espèce quelconque z, il faut et il suffit qu'elle possède une espèce ancestrale qui soit commune avec l'espèce y et qui ne soit pas en même temps ancêtre de l'espèce z.

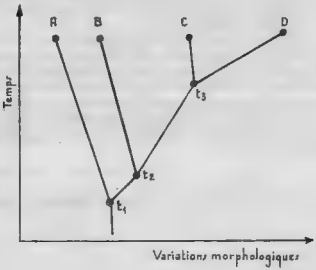


FIG. 15. — Relations phylogénétiques (d'après Hennig — 1967, modifié)

On en déduit la définition d'un groupe monophylétique tel que toutes les espèces lui appartenant soient plus voisines entre elles que toute autre espèce ne lui appartenant pas.

Graphiquement (fig. 15), cela implique que les deux espèces C et D, morphologiquement dissemblables, mais dérivant d'un ancêtre commun, soient étroitement associées. Par contre, malgré des ressemblances morphologiques avec A, l'espèce B est plus voisine de l'ensemble (C + D) avec qui elle possède un ancêtre commun.

Le groupe (B — C — D) est monophylétique, (A, B) paraphylétique.

Les fondements du raisonnement phylogénétique reposent sur la « règle de déviation » : lors de

Source : MNHN, Paris

la différenciation d'une espèce ancestrale par dichotomie, l'une des espèces-filles peut demeurer pratiquement inchangée tandis que l'autre dévie plus ou moins du type initial. Tous les caractères n'évoluent pas de la même manière lors de la formation de nouvelles espèces.

Certains caractères semblent bloqués pendant plusieurs spéciations successives : ce sont les caractères dits « primitifs », « généralisés », « archaïques » et que Hennig (1949) appelle plésiomorphes. Au contraire d'autres caractères apparaissent beaucoup plus instables et susceptibles de modifications successives : ces caractères « spécialisés » ou « dérivés » sont dénommés apomorphes.

G. — Le matériel de traitement

Les algorithmes d'analyses factorielles et de classification automatiques sont très courts mais se révèlent d'application extrêmement difficiles car ils comprennent de nombreuses itérations : en classification automatique, en particulier, certaines opérations se répètent des millions de fois : le calcul des distances entre les points-observations pris deux à deux, par exemple, qui doit être refait à chaque nouvelle constitution de classes. Classer un échantillon de 200 individus à 33 variables n'est pas un travail à l'échelle humaine.

Une étude comme la craniologie des Lémuriens suivant les techniques de l'analyse factorielle des correspondances et de la classification automatique n'a pu être réalisée qu'avec le concours de très gros calculateurs électroniques.

Le traitement a été effectué dans le Service « Développement Scientifique » de la Compagnie IBM France, au Centre de Villiers, à Neuilly.

L'exploitation des données s'est fait en télétraitement (système R.J.E.) sur un petit ordinateur IBM 1130 à 32.000 mots de mémoire centrale du centre de Villiers et couplé par une ligne au très puissant IBM 360-75 à 1.024.000 mots de mémoire centrale.

En fait, la sortie des résultats a été considérablement améliorée en utilisant le traceur de courbes Benson. Pour l'analyse factorielle, les diagrammes qui, pour une sortie sur imprimante, s'étalaient parfois sur plusieurs mètres carrés de papier épais, après assemblage fastidieux de plusieurs éléments de liste, se trouvent concentrés dans un rectangle de 50 × 35 cm sur papier pelure. De même les dendrogrammes des classifications automatiques qui s'étendaient sur quatre ou cinq feuilles de liste n'occupent qu'au maximum 75 cm du papier Benson. Ces dimensions raisonnables, alliées à la très bonne graphie du stylet inscripteur du type « Rapidograph », autorisent des réductions photographiques qui rendent ces documents immédiatement utilisables *.

* Un exemplaire des diagrammes d'analyses factorielles des correspondances et de classifications automatiques par la variance est déposé à la bibliothèque de l'Institut de Paléontologie (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris).

Source : MNHN, Paris

III. — CRANIOMÉTRIE DES LÉMURIENS

a) Les Primates et la taxonomie des « Lémuriens ».

Le classification des PRIMATES Linné 1758 est basée, pour l'essentiel, sur des caractères ostéologiques du crâne. L'ordre se distingue en effet par la cérébralisation, c'est-à-dire le développement du *neopallium*, qui va croissant dans les diverses familles. La boîte crânienne suit cette évolution : la sphérisation des pariétaux et le basculement vers l'arrière de l'occipital vont assurer l'augmentation de la capacité crânienne. La rotation de l'occipital entraîne celle du *foramen magnum* : l'angle que fait la colonne vertébrale avec l'axe du crâne augmente donc parallèlement. D'autre part, en avant, le basculement occipital entraîne la brisure de la base du crâne par rotation du *clivus* et fermeture de l'angle sphénoïdal. La constriction post-orbitaire du crâne diminue.

La face subit elle aussi des modifications au cours de l'évolution des Primates : longue et pointue chez les formes primitives, elle se raccourcit chez les formes plus évoluées.

L'orbite est pratiquement toujours limitée du côté externe par une barre post-orbitaire constituée par la jonction de deux processus émis par le frontal et le malaire. Comme initialement, chez les Mammifères non Primates, elle communique largement avec la fosse temporale ; chez les Primates évolués, elle est généralement plus ou moins complètement fermée par une cloison qui résulte du développement d'une lame issue de la barre post-orbitaire en face d'une lame émise par l'orbitosphénoïde. Les yeux, primitivement dirigés vers l'extérieur, deviennent antéro-faciaux, en liaison avec l'acquisition de la vision binoculaire.

L'appareil auditif subit lui aussi des modifications ; la bulle tympanique, constituée par l'ossification du plancher de la cavité tympanique renflée, se résorbe, tandis que l'ectotympanique, sur lequel se trouve tendue la membrane du tympan, d'anneau intrabullaire devient un long conduit auditif externe.

Les principales autres caractéristiques des Primates sont liées au mode de vie arboricole et affectent le squelette zonal.

Les Primates que nous considérons dans ce travail sous le nom de « Lémuriens » sont des formes primitives rangées dans le sous-ordre des Prosimiens Illiger 1811 avec les TARSIIFORMES Grégory 1915 et les Tupaioidea Dobson 1882 (Simpson 1945), ces derniers en étant parfois exclus (Mc Kenna 1964). Ces deux derniers groupes à affinités discutées, nettement distincts des Lémuriens classiques actuels et pour lesquels le matériel craniologique est peu abondant, n'ont pas fait l'objet d'une analyse statistique multivariable.

Les « Lémuriens » ainsi définis correspondent donc à la superfamille des Lemuroidea au sens de Van Valen (1969) ou à l'essentiel des Strepsirhini Geoffroy 1812 repris par Hill (1953), et leur répartition géographique à l'ancienne Lémurie : ils regroupent les LORISIFORMES Grégory 1915, africains et indomélanaisiens, les Lemuroidea Mivart 1864 et les Daubentonioidea Gill 1872 strictement malgaches.

Pour les formes éteintes, la pauvreté des collections accessibles en crânes complets de Lémuriens antépléistocènes n'a permis de prendre en considération qu'un seul crâne. Cependant, la position phylétique des Lorisiformes fossiles du Pliocène de l'Inde (*Indraloris*), du Miocène d'Afrique de l'Est (*Progalago*, *Komba*), et de l'Eocène et du Paléocène d'Europe (Adapidés) et d'Amérique du Nord (Notharctidés)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4. — Comparaison de 3 classifications des Primates inférieurs
(* groupes étudiés)

SIMPSON 1945	HILL 1953	VAN VALEN 1969
	Grade A STREPSIRHINI	
Sous ordre PROSIMII Illiger 1811	Sous ordre LEMUROIDEA	Sous ordre PROSIMIAE
Infraordre LEMURIFORMES Gregory 1915		
Superfam. Tupaioidea Dobson 1882	—	—
Fam. Anagalidae Simpson 1931 Fam. Tupaiidae Mivart 1868		
* Superfam. Lemuroidea Mivart 1864		* Superfam. Lemuroidea
Fam. Plesiadapidae Trouessart 1897	* Fam. Plesiadapidae	—
Fam. Adapidae Trouessart 1879	* Fam. Adapidae	Fam. Adapidae
Sous fam. Adapinae Trouessart 1879 Sous fam. Notharctinae Trouessart 1879	Sous fam. Adapinae Sous fam. Notharctinae	
Fam. Lemuridae Gray 1821	* Fam. Lemuridae	Fam. Lemuridae
Sous fam. Lemurinae Mivart 1864 Sous fam. Cheirogaleinae Gregory 1915 Sous fam. Megaladapinae Flower et Lydekker 1891	Sous fam. Lemurinae Sous fam. Cheirogaleinae Fam. Megaladapidae	dont Megaladapidae
Sous fam. Archaeolemurinae Standing 1908 Sous fam. Hadropithecinae Abel 1931	— —	
Fam. Indridae Burnett 1828	* Fam. Indridae	et Indridae
	Sous fam. Indrinae Sous fam. Archaeolemurinae	
—		
* Superfam. Daubentonioidea Gill 1872	* Fam. Daubentoniidae	Fam. Daubentoniidae
Infraordre incertain		
Fam. Apatemyidae Matthew 1909 Fam. Carpolestidae Simpson 1935	Fam. Apatemyidae Fam. Carpolestidae	
* Infraordre LORISIFORMES Gregory 1915	* Sous ordre LORISOIDEA	Fam. Lorisidae
Fam. Lorisidae Gregory 1915		
Sous fam. Lorisinae Gregory 1915 Sous fam. Galaginae Mivart 1864	Fam. Lorisidae Fam. Galagidae	
		Superfam. Microsyopoidea
		Fam. Carpolestidae Fam. Paromomyidae Fam. Microsyopidae * Fam. Plesiadapidae Fam. Picrodontidae
Infraordre des TARSIIFORMES Gregory 1915	—	Superfam. Tarsioidea
Fam. Anaptomorphidae Cope 1883		
Sous fam. Paromomyinae Simpson 1940 Sous fam. Omomyinae Wortman 1904 Sous fam. Anaptomorphinae Simpson 1940 Sous fam. Necrolemurinae Simpson 1940 Sous fam. Pseudolorisinae Simpson 1940		Fam. Omomyidae dont Anaptomorphidae
Fam. Tarsiidae Gill 1872		Fam. Tarsiidae dont Microchoeridae = Necrolemuridae
	Grade B HAPLORHINI	
—	Sous ordre TARSIOIDEA	—
Sous ordre ANTHROPOIDEA Mivart 1864	Sous ordre PITHECOIDEA	Sous ordre ANTHROPOIDEA

Source : MNHN, Paris

sera discutée. Les Plésiadapidés, groupe souche probable des Lémuriens précédemment cités seront, à ce titre, évoqués. Les familles de Prosimiens regroupées par Van Valen (1969) (tab. 4) avec les Plésiadapidés dans les Microsyopoidea, les Omomyidés rattachés aux Tarsioidea et les Anagalidés rattachés aux Tupaioidea ne seront pas étudiés.

La faune subfossile malgache, représentée par de nombreuses formes très diversifiées, sera étudiée avec les Lemuroidea.

Les traités modernes de Primatologie (Hill, 1953 ; Grasse, 1955 ; Hofer, Schultz, Starck, 1956 ; Piveteau, 1957 ; Le gros Clarck, 1960 ; Genet-Varcin, 1963) ont retenu avec quelques variantes la classification de Simpson, 1945. A titre de comparaison, le tableau 2 juxtapose les classifications de Simpson 1945, Hill 1953 et Van Valen 1969.

b) Principaux caractères des Lémuriens.

De manière schématique, les « Lémuriens » s'opposent aux « Simiens » (Anthropoïdes Mivart 1864) par les principaux caractères suivants qui sont pour la plupart considérés comme primitifs :

— *rhinarium* glandulaire à sillon médian reliant la muqueuse nasale à la muqueuse labiale (Strepsirhini).

— massif facial généralement allongé par rapport au neurocrâne cependant bien développé.

— orbite communiquant largement avec la fosse temporale. L'orifice lacrimal est situé sur la partie faciale du lacrimal ou au niveau du rebord orbitaire.

— bulles tympaniques renflées.

— formule dentaire généralement très primitive (*Daubentonia* exclus) :

$$I\,\frac{2\text{-}0}{2},\ C\,\frac{1}{1\text{-}0},\ P\,\frac{3\text{-}2}{3\text{-}2},\ M\,\frac{3}{3}$$

mais la mandibule porte chez les formes récentes, à l'exclusion de *Daubentonia*, un « peigne dentaire » (fig. 16) constitué par les dents antérieures I_1, I_2 et C_1, incisiformes, très fines et proclives, utilisées pour le « toilettage » (grooming) (Buettner-Janusch et Andrew, 1962). La première prémolaire, présente chez les Adapidés, manque chez les formes actuelles. La *sublingua* est une formation denticulée qui assure le nettoyage de ces dents.

— le doigt IV du pied et de la main est toujours le plus allongé et forme avec le pouce une pince à deux mors.

— tous les doigts des membres portent des ongles à l'exception du doigt II des membres postérieurs qui est souvent réduit et porte une griffe utilisée pour la toilette (*Daubentonia* porte de longues griffes à tous les doigts à l'exception du gros orteil).

— le colon présente une boucle particulière, l'*ansa coli*.

— le cerveau possède un *neopallium* encore peu développé où les sillons recoupent les aires sensorielles et motrices. Le ganglion géniculé présente une disposition cyto-architectonique inverse de celle rencontrée chez les Primates supérieurs.

— le mode de vie est arboricole, le plus souvent nocturne.

La distinction entre les grands groupes de Lémuriens actuels, d'autre part géographiquement séparés, est surtout basée sur la structure de la région auditive : chez les Lorisiformes, la lame d'origine pétreuse qui constitue le plancher de la bulle se développe jusqu'au niveau de l'ectotympanique qui constitue la paroi latéro-externe de la bulle (fig. 42). Cette disposition se retrouve chez les Primates supérieurs. Chez les Lemuriformes, la lame pétreuse déborde l'anneau tympanique qui se trouve englobé dans la bulle. Cette disposition est considérée le plus souvent comme une spécialisation, mais par d'autres auteurs, comme primitive puisqu'elle se rencontre chez les Mammifères primitifs (Marsupiaux) et des Placentaires primitifs, les Tupaiidés, parfois retirés pour cette raison des Insectivores au profit des Lemuriformes (Saban, 1956).

Les principaux caractères sont résumés dans le tableau 5.

Source : MNHN, Paris

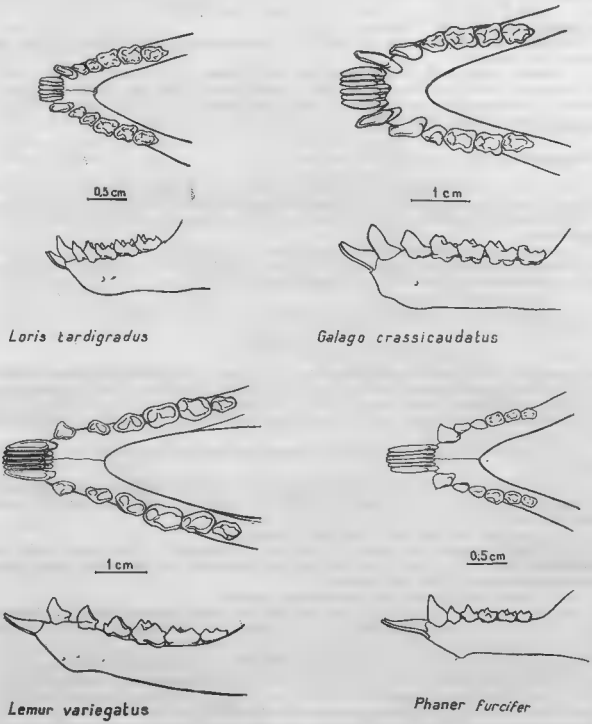
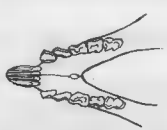


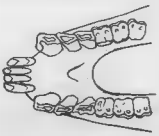
FIG. 16/1 : Peigne dentaire porté par les Lémuriens récents

Source : MNHN, Paris



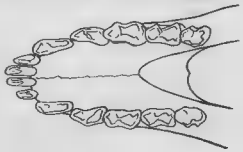
1cm

Indri brevicaudatus

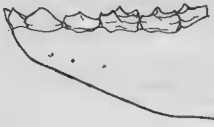


1cm

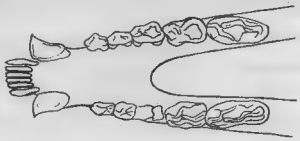
Archaeolemur edwardsi



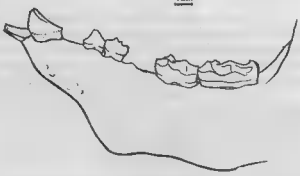
1cm



Paleopropithecus maximus



1cm



Megaladapis edwardsi

FIG. 16/2 — Peigne dentaire porté par les Lémuriens récents

Source : MNHN, Paris

Tableau 5. — Caractères distincts des deux principaux groupes de Lémuriens récents.

	STREPSIRHINI Geoffroy 1812	
	Lemuridae Indridae	Lorisoidea
Bulles auditives	Globuleuses, non cloisonnées, situées en avant des condyles occipitaux ;	Aplaties, cloisonnées, prolongées au niveau des condyles occipitaux par u ne zone mastoïdienne pneumatisée ;
	Tympanal annulaire entièrement contenu dans la bulle ;	Tympanal constituant la partie latérale de la bulle ;
	Trou carotidien postéro-externe.	Trou carotidien postéro- interne.
Orbites	Pas d'*os planum* — grand développement de l'apophyse orbitaire du palatin ;	Face latérale de l'éthmoïde participant à la constitution de l'orbite (*os planum*) ;
	Malaire au contact du lacrimal.	Malaire plus ou moins séparé par le maxillaire du lacrimal très réduit.
Turbinaux	Ethmoturbinal I à disposition primitive.	Grand développement de l'éthmoturbinal.
Formule dentaire	$I\frac{2\text{-}0}{2}$, $C\frac{1}{1\text{-}0}$, $P\frac{3\text{-}2}{3\text{-}2}$, $M\frac{3}{3}$.	$I\frac{2}{2}$, $C\frac{1}{1}$, $P\frac{3}{3}$, $M\frac{3}{3}$.
Molaires supérieures M^1-M^2	Trigone + hypocone + développés.	Trigone + hypocone souvent très développés.
Molaires inférieures	Paraconide plus ou moins développé.	Paraconide absent.
Vibrisses	Peu nombreuses.	Complètes.
Clitoris	Orifice urétral basal.	Orifice urétral terminal.
Cornes utérines	Longues.	Courtes.

c) — Découpage des lémuriens pour l'analyse multivariable.

Les représentants des deux infra-ordres de Lémuriens, les LORISIFORMES et les LÉMURIFORMES, ont été étudiés séparément, puis ultérieurement regroupés pour une étude globale. Cependant, pour mettre en évidence les spécialisations aux divers niveaux taxonomiques, des études séparées ont été réalisées au niveau des genres lorsque cela a été possible, et des sous-familles et familles suivant la terminologie de Hill (1953), résumée dans le tableau 6.

De manière à éviter que les facteurs secondaires ne soient masqués, les variables ont été, soit étudiées globalement, soit dissociées en ensembles où dominent successivement les variables de la région orbito-visuelle et du crâne cérébral.

Les diverses analyses effectuées sont résuméesle dans tableau 7.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 6. — Répartition des genres de STREPSIRHINI (d'après HILL, 1953).

Sous ordre	Famille	Sous-famille	Genre
LORISOIDEA	LORISIDEA		LORIS NYCTICEBUS F INDRALORIS ARCTOCEBUS PERODICTICUS
	GALAGIDAE		GALAGO EUOTICUS GALAGOIDES F PROGALAGO F KOMBA
LEMUROIDEA	LEMURIDAE	CHEIROGALEINAE	MICROCEBUS CHEIROGALEUS PHANER
		LEMURINAE	HAPALEMUR F PROHAPALEMUR LEMUR LEPILEMUR
	F ADAPIDAE	F ADAPINAE	F PROPTICEBUS F ADAPIS F ANCHOMOMYS F CACNOPITHECUS F PROTOADAPIS F EUROPOLEMUR F AMPHILEMUR
		F NOTHARCTINAE	F NOTHARCTUS F PELYCODUS F APHANOLEMUR
	INDRIIDAE	INDRIINAE	PROPITHECUS S NEOPROPITHECUS S MESOPROPITHECUS AVAHI INDRI S ARCHAEOINDRIS S PALAEOPROPITHECUS
		S ARCHAEOLEMURINAE	S ARCHAEOLEMUR S HADROPITHECUS
	M MEGALAPIDAE		S MEGALADAPIS
	DAUBENTONIIDAE		DAUBENTONIA
	PLESIADAPIDAE		F PRONOTHODECTES F PLESIADAPIS F CHIROMYOIDES F PLATYCHOEROPS F MEGACHIROMYOIDES F PHENACOLEMUR F TROGOLEMUR F UINTASOREX

Source : MNHN, Paris

TABLEAU — 7. Répartition des analyses et classifications suivant les groupements taxonomiques et les variables choisis.

			Analyses factorielles et Classifications automatiques		
		Échantillon	33v	crâne cérébral 15v.	orbites 8v.
I	LORISIDES	81	X		
II	GALAGIDES	98	X		
III	LORISIFORMES	179	X	X	X
IV	LEMURS	80	X	X	X
V	LEMURIDES	114	X		
VI	INDRIDES et LEMURIFORMES (subfossiles et fossiles)	65	X		
VII	LEMURIFORMES	178	X	X	X
VIII	LEMURIENS (adultes)	175	X	X	X
VIII (bis)	LEMURIENS (adultes)	159	34		

I. Les LORISIFORMES Grégory 1915

Les LORISIFORMES actuels sont représentés par les Lémuriens non-malgaches vivant en Afrique, Inde et Indo-Malaisie. En liaison avec cette dualité géographique, on a souvent porté l'accent sur les différences anatomiques entre LEMURIFORMES et LORISIFORMES, en particulier sur le crâne, au niveau de la structure de l'oreille externe et moyenne (bulle tympanique), la circulation carotidienne et jugulaire, la constitution des cornets dans les fosses nasales (tab. 5).

Le sous-ordre est subdivisé en deux familles en se basant sur les caractères principaux résumés dans le tableau 8.

A. — LES LORISIDES GRÉGORY 1915

Les Lorisidés actuels sont répartis en quatre genres dont deux orientaux (*Loris* et *Nycticebus*) et deux africains (*Arctocebus* et *Perodicticus*) qui se distinguent par les principaux caractères réunis dans le tableau 9.

a) — ANALYSES TYPOLOGIQUES.

1. — *Analyse factorielle des correspondances* (fig. 17).

L'analyse porte sur 81 Lorisidés et 33 variables.

1-1- *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	64,2	7,9	5,6	3,9	3,

77,7 %

Source : MNHN, Paris

La représentation du nuage de points dans un espace à 3 dimensions est bonne (77,7 % de l'inertie totale) et l'axe I concentre plus de la moitié de l'information.

La prédominance de cet axe est en partie masquée sur les diagrammes représentant les projections sur les plans factoriels contenant les axes II et III par suite de l'échelle différente utilisée sur les deux axes : l'échelle sur les axes II et III est cinq à six fois plus grande que celle de l'axe I (fig. 9).

1-2. *Les 33 points-variables.*

Axe I

Variables du neurocrâne.

Les points variables du neurocrâne se projettent tous sur l'axe I au voisinage de l'origine.

Variables de la face.

Les projections des points variables de la face sont concentrées autour de l'origine de l'axe I. Suivant l'axeI, les variables du neurocrâne et de la face apparaissent par conséquent bien corrélées entre elles pour tous les Lorisidés.

TABLEAU 8. — Principaux caractères distinctifs des deux familles de LORISIFORMES.

	LORISIFORMES GREGORY 1915	
	Famille des Lorisidés	Famille des Galagidés
Crâne	aplati dorso-ventralement	plus globuleux
Septum interorbitaire	étroit	plus large
Arcade zygomatique	forte	normale
Palais	plus court et large	plus long et étroit
Incisives supérieures	petites, égales ou non	très petites et égales
P^4	peu molariformes à deux cuspides	fortement molariformes presque aussi développées que M^1, trigone et hypocone
Molaires supérieures	hypocone bien développé	hypocone fortement saillant vers l'arrière
Membres postérieurs	sensiblement égaux aux antérieurs	plus longs que les antérieurs
Calcaneum et scaphoïde	normaux	allongés
Index de la main	plus ou moins réduit	normal
Oreilles externes	petites	grandes et mobiles
Queue	courte, rudimentaire, ou absente	longue
Nombre de jeunes par portée	1	2
Locomotion	quadrupèdes lents	grimpeurs sauteurs vifs
Transport des jeunes	jeune porté sous le ventre	jeune porté entre les dents
Distribution géographique	Afrique et Indo-mélanésie	Afrique

Source : MNHN, Paris

Tableau 9. — Lorisidés : Principaux caractères génériques.

	Famille des *Lorisidae* Grégory 1915			
	Loris	*Nycticebus*	*Arctocebus*	*Perodicticus*
Incisives supérieures	Petites et égales	Interne plus grande que l'externe	Petites et subégales	Interne un peu plus grande que l'externe
M^1 et M^2	A tubercule postéro-interne très développé	De type archaïque à six tubercules	A tubercule postéro-interne réduit	A tubercule postéro-interne très réduit
M^3	A quatre tubercules dont un talon postéro-interne	A trois tubercules	A trois tubercules	A deux tubercules
Rebord des orbites	Se rejoignant en dedans	Ne se rejoignant pas en dedans	Ne se rejoignant pas en dedans	Ne se rejoignant pas en dedans
Index	Court	Court mais avec un nombre complet de phalanges	Réduit à une verrue sans ongle	Très réduit, sans articulation visible, sans ongle
Queue	Absente	Courte	Très courte, entièrement cachée dans la fourrure	Relativement développée (le tiers du corps environ)
Distribution géographique	Inde, Ceylan, Birmanie orientale	Inde, Indochine, Iles de la sonde	Ouest à Est Africain	Ouest à Est Africain

Variables orbito-visuelles.

La relative homogénéité des variables du neurocrâne et de la face est en liaison avec la faible corrélation des variables orbito-visuelles. En particulier la largeur interorbitaire (LIO) se projette en position très excentrée, en opposition avec les dimensions de l'orbite (HOR et LOR), qui se projettent de l'autre côté de l'origine mais beaucoup plus près de celle-ci : tous les Lorisidés sont caractérisés par des yeux relativement gros et rapprochés.

Par contre, la largeur exterorbitaire (LEO) et la largeur bioptique (LOP) se projettent beaucoup plus près de l'origine et de manière symétrique. LEO est situé du côté de HOR et LOR ; par conséquent, lorsque les orbites sont de grande taille, c'est surtout par réduction de la région interorbitaire plutôt que par écartement des barres post-orbitaires. D'autre part, la réduction du *septum* interorbitaire affecte essentiellement la partie externe et à un titre moindre le fond des orbites.

Axe II

L'axe II sépare bien les variables qui sont réparties régulièrement sur cet axe.

Variables du neurocrâne

Aux variables liées à la longueur de la voûte crânienne (nasion-lambda NLA et NLC, nasion-bregma NBA et NBC, bregma-lambda BRL, nasion-opisthocrânion NAO) s'opposent les variables liées aux largeurs (largeur bizygomatique LBZ, largeur bicondylienne LBC, largeur biparietale LBP, largeur

Source : MNHN, Paris

du *foramen magnum* LFM) et aux hauteurs (opisthion-lambda OLB, hauteur de la calotte HCA, hauteur du *foramen magnum* HFM) : aux crânes longs et aplatis, s'opposent les crânes plus larges et plus hauts, c'est à dire globuleux.

Variables faciales.

Toutes les variables faciales sont concentrées à un pôle qui correspond au pôle oculaire (développement des orbites) où se trouvent également les variables correspondant aux boîtes cérébrales globuleuses.

La variable nasion-prosthion (NAP) présente une position très excentrée qui peut s'expliquer par le recul du nasion (nasion-bregma NBC au pôle opposé) tandis que la longueur de l'arcade dentaire (ARD), qui se projette plus près de l'origine, est bien développée, de même que sa largeur (ML2).

Variables orbito-visuelles.

Ces variables présentent sur l'axe II la même disposition que sur l'axe I, les points représentatifs étant distribués approximativement sur une diagonale passant par l'origine.

Aux formes à crâne globuleux, à arcade dentaire bien développée et à grandes orbites, s'opposent les formes à crâne allongé, à palais court et étroit et petites orbites.

Axe III.

Comme pour l'axe II, les projections des points variables sont largement étalées sur l'axe III.

Variables du neurocrâne.

Elles sont surtout concentrées sur le demi-axe où se projettent les points liés aux dimensions des orbites. Seule, la variable bregma-lambda (BRL), correspondant au développement antéro-postérieur des pariétaux qui sont donc réduits, se trouve isolée au pôle opposé, en position excentrée : il existe un gradient marqué de la longueur des pariétaux chez les Lorisidés. Pour des raisons analogues, le *foramen magnum* étant généralement petit, les points associés aux diamètres de cet orifice (HFM, LFM) se trouvent rejetés à un pôle éloigné.

Variables de la face.

Elles s'opposent globalement aux variables du neurocrâne. La disposition relative des projections des longueurs de l'arcade dentaire (ARD) et du palais (PAL) montre que la première mesure, plus excentrée, est la plus courte : les incisives réduites ne débordant pratiquement pas le prosthion, le palais se prolonge en arrière du niveau des dernières molaires. La longueur du massif facial (NAP), également en position très excentrée sur l'axe III, est donc réduite dans certains genres tandis que la largeur, centrée près de l'origine, est relativement plus homogène.

Variables orbito-visuelles.

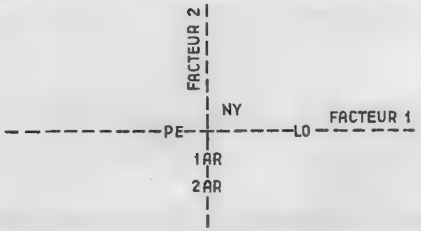
Nous retrouvons l'opposition entre les variables liées à la dimension des orbites et à l'écartement de leur rebord externe (HOR, LOR, LEO) qui se projettent non loin de l'origine, en liaison avec leur grand développement général, et les variables liées à l'écartement des orbites : sur cet axe, contrairement à ce qui se produit pour les axes I et II, c'est la largeur bioptique (LOP) qui est la plus excentrée, la largeur inter-orbitaire se projetant plus près de l'origine.

D'autre part, contrairement à ce qui se passe sur l'axe II, les variables orbitaires et faciales s'opposent sur l'axe III, ce qui traduit des tendances évolutives variées combinant diversement le développement relatif des orbites et de l'arcade dentaire.

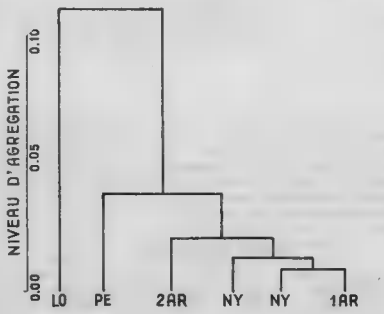
Source : MNHN, Paris

1-3. *Les 81 points-observations* (fig. 17)

Tous les points-observations se projettent sur l'axe I dans la zone où se projettent les points-variables, à l'exception de la largeur interorbitaire (LIO) qui reste extérieure à l'ensemble de tous les points : les Lorisidés sont caractérisés par une largeur interorbitaire faible mais variant dans de très fortes proportions.



Analyse factorielle : projection simplifiée dans le plan I-II.



Classification automatique par la variance (diagramme simplifié).

FIG. 17. — Lorisidés — Diagrammes simplifiés — analyse factorielle et classification automatique.
LO : *Loris* NY : *Nycticebus*, P E : *Perodicticus*, 1 AR : *Arctocebus calabarensis calabarensis*, 2 AR : *Arctocebus calabarensis aureus*.

Source : MNHN, Paris

Sur les diagrammes, les points-observations apparaissent répartis en quatre nuages discoïdes presque contigus, aplatis suivant la direction de l'axe I, répartis approximativement de manière égale de part et d'autre de l'origine, dans l'ordre suivant, en s'éloignant du point LIO : *Perodicticus*, *Arctocebus*, *Nycticebus* et *Loris*.

D'un intervalle interorbitaire assez large, mais n'atteignant cependant pas la moitié du diamètre des orbites qui sont relativement petites chez *Perodicticus*, on aboutit progressivement, en passant par *Arctocebus* et *Nycticebus*, à la structure réalisée chez *Loris* où la séparation interorbitaire est réduite à un mince *septum*, tandis que les orbites ont des dimensions absolues qui dépassent légèrement celles des *Perodicticus*, au crâne nettement plus volumineux.

Perodicticus Bennett 1831.

Les points représentatifs de l'unique espèce *P. potto* (Muller) 1766 sont disposés symétriquement par rapport à l'origine sur les axes II et III. Les sous-espèces, basées le plus souvent sur les variations du pelage, ne sont pas distinguées par l'analyse factorielle utilisant les 33 mensurations crâniennes et l'étalement du nuage suivant un plan parallèle aux axes II et III correspond à la variation individuelle au sein de l'espèce dont les représentants se distribuent entre deux types, l'un à crâne allongé, mâchoire courte et yeux de petite taille, l'autre à crâne globuleux, mâchoire allongée et orbites plus grandes, toutes combinaisons de ces caractères pouvant se trouver réalisées, indépendamment de la sous-espèce. Ces variations sont de très faible amplitude ; on peut le mettre en évidence en ramenant les échelles des axes II et III à la même échelle que celle de l'axe I, le nuage représentatif des *Perodicticus* prend alors une forme sphérique centrée sur l'axe I.

Les variables situées le plus près du centre de ce nuage correspondent aux mesures de la base du crâne qui est donc élargie : largeur bicondylienne antérieure (LBA) et largeur biovale (LOV), ainsi que la largeur bicondylienne (LBC).

La largeur du nez (LNE) est aussi située au sein du nuage mais davantage à la périphérie, tandis que la hauteur (HNE) est, dans une direction perpendiculaire à la précédente, nettement marginale : l'ouverture nasale est sensiblement isodiamétrique avec prédominance des formes où la largeur est supérieure à la hauteur.

Le point représentatif de la longueur du palais (PAL) est plus éloigné du nuage que celui qui marque la longueur de l'arcade dentaire : les deux mesures prenant leur origine au prosthion par suite de l'implantation verticale des incisives ici très réduites, le palais est plus court que l'arcade dentaire : le rebord postérieur de celui-ci se situe en effet au niveau de la ligne passant entre M^2 et M^3.

La largeur bizygomatique (LBZ) est grande, cette variable se trouvant englobée dans le nuage.

Par contre, les variables liées à la longueur du crâne (NLC, BRL, NAO), à la hauteur (HCA) et à la largeur bipariétale (LBP) sont nettement excentrées. Cette distribution résulte de la forme qui, bien que relativement courte, est très aplatie et large, l'extension latérale affectant principalement la base.

Arctocebus Gray 1863.

Le nuage des points représentant les *Arctocebus* est un ellipsoïde étiré suivant l'axe II et aplat suivant l'axe I ; il se distingue des nuages caractéristiques des autres genres de Lorisidés car il se trouve à l'écart de l'axe I qui ne le traverse pas.

Les *Arctocebus calabarensis* (AR) sont répartis en deux sous-espèces : *A. c. calabarensis* (Smith) 1861 (2 AR), la forme la plus grande, et *A. c. aureus* (de Winton) 1902 (1 AR) qui sont bien séparées sur les diagrammes. Les formes non étiquetées (OAR) sont à rapporter à la première sous-espèce, y compris la plus excentrée (diag. 3 et 4). Les représentants de *A. c. aureus* ne sont malheureusement qu'au nombre de 2 et leur très grand isolement sur les diagrammes n'est peut-être pas significatif.

La position très excentrée des *Arctocebus* par rapport à l'axe I est à lier étroitement à la position des points-variables associés à la longueur de la boîte crânienne : nasion-opisthocranion (NAO), nasion-lambda (NLA et NLC,) nasion-bregma (NAB et NBC), bregma-lambda (BRL), par opposition aux points-variables représentant les largeurs : largeur bipariétale (LBP), largeur bicondylienne (LBC), largeur

Source : MNHN, Paris

exterorbitaire (LEO), largeur bizygomatique (LBZ), et les hauteurs : basion-bregma (BBR) et hauteur du crâne (HCA).

Le massif facial paraît allongé parce que très étroit — le point représentant la largeur entre M^2 (ML^2) est situé loin à l'extérieur du nuage — mais la longueur prosthion-inion (PRI) est faible par rapport au développement de la voûte. Si le nuage « *Arctocebus* » est situé au pôle opposé du point « nasion-prosthion » (NAP), c'est la conséquence de la grande extension vers l'avant des frontaux ; les nasaux sont courts et la distance nasion-prosthion (NAP) est d'autant plus courte que les fosses nasales sont très peu élevées.

L'ouverture des fosses nasales est petite, la hauteur (HNE) dépassant nettement la largeur (LNE) comme le montre la position relative des deux points représentatifs des variables par rapport au nuage.

Les orbites (HOR, LOR) sont relativement les plus petites des Lorisidés tandis que les trous optiques sont les plus écartés (LOP).

Tous ces caractères sont plus accentués sur le crâne de *A. c. aureus* chez lequel la boîte crânienne est plus étroite et plus basse, le museau plus court, les yeux plus petits.

Nycticebus E. Geoffroy 1812.

Le nuage de points des *Nycticebus*, de forme générale sphérique, n'est pas de révolution autour de l'axe I mais décalé dans la direction de l'axe II, en sens opposé de celui des *Arctocebus*.

L'ensemble des points-observations est centré sur les variables « largeur bipariétale » (LBP), « hauteur du crâne » (HCA) et « opisthion-lambda » (OLB), ce qui signifie que la boîte crânienne est très globuleuse puisque, d'autre part, les variables associées à la longueur du crâne (NAO, NLC, NBC, BRL) sont largement à l'extérieur du nuage. L'occipital est très développé, surtout par réduction de la longueur de la suture interpariétale (BRL) : la position très antérieure du lambda correspond à l'extension du néoccipital, partie d'origine membraneuse de l'occipital. Le processus de sphérisation de la boîte crânienne, trait fondamental de l'évolution des Primates, est déjà perceptible chez *Nycticebus* où le bombement des pariétaux est associé à une rotation de l'occipital vers l'arrière, le hiatus ainsi formé étant comblé par le néoccipital.

Les variables faciales sont toutes situées à l'extérieur du nuage de points, ce qui traduit une réduction générale de la région correspondante par rapport au neurocrâne globuleux. L'extension du nuage en direction du point « nasion-prosthion » (NAP) est surtout en liaison avec une faible extension des frontaux vers l'avant (NBC) et une hauteur relativement grande des fosses nasales, mise en évidence par la position relative des points-variables « hauteur du nez » (HNE), au voisinage du nuage, et « largeur du nez » (LNE) plus éloigné.

La « largeur exterorbitaire » (LEO) est située presque au centre du nuage : les arcades postorbitaires sont très écartées par suite du grand développement des orbites : les points liés aux diamètres orbitaires sont voisins (HOR et LOR), tandis que la largeur interorbitaire (LIO) reste du même ordre de grandeur que pour *Arctocebus*, le point représentatif de cette variable se trouvant sensiblement équidistant des nuages représentatifs des deux genres. Les variétés de l'espèce unique *N. coucang* (Boddaert) 1785 ne sont pas distinguées par l'analyse factorielle basée sur nos mesures.

Loris E. Geoffroy 1796.

Les points-observations du genre *Loris* dont toutes les variétés sont regroupées dans l'unique espèce *L. tardigradus*, (Linné) 1758, constituent un nuage équidimensionnel suivant les trois premiers axes factoriels, centré sur l'axe I et nettement séparé sur ce même axe des nuages représentant les trois genres précédemment étudiés, plus ou moins tangents entre eux. Cette distinction est liée à la signification orbito-visuelle du premier axe : chez les *Loris* où les orbites sont presque tangentes, l'espace interorbitaire (LIO) est beaucoup plus réduit que chez les trois autres genres et le nuage se trouve ainsi repoussé vers l'extérieur, au voisinage des points liés aux dimensions de l'orbite (LOR, HOR), ici très grandes.

Source : MNHN, Paris

Le développement relatif des trois dimensions principales de la boîte crânienne varie étroitement entre un type légèrement globuleux et un type plus bas et allongé. Les proportions générales du crâne sont comparables à celles qu'on rencontre chez *Perodicticus*, les nuages représentatifs des deux genres se disposant symétriquement de part et d'autre de la zone contenant les variables du neurocrâne. La hauteur de l'occipital (OLB) est réduite, en liaison avec l'éloignement du point représentatif. La longueur des pariétaux est, elle aussi, réduite par suite de la position du point « bregma-lambda », éloigné de l'origine suivant l'axe III : le faible développement de l'occipital n'est pas compensé par celui du pariétal. La bascule de l'occipital n'est pratiquement pas amorcée.

Les points-variables faciaux sont éloignés du nuage, ce qui traduit la réduction de cette région. Ce fait est peu apparent car compensé par la projection de l'ouverture nasale au-delà du prosthion, au niveau de l'extrémité d'un véritable tube constitué par l'allongement des prémaxillaires et des nasaux. Cette tendance, à peine matérialisée chez les *Perodicticus* par le développement d'une épine sous-nasale, est déjà nettement marquée chez *Nycticebus* et *Arctocebus*.

2. — *Classification automatique par la variance* (fig. 17).

La classification isole de manière remarquable les quatre genres et l'échelonnement des niveaux d'agrégation permet de retrouver la disposition relative des individus telle qu'ils se distribuaient en analyse factorielle : sur la figure 17, la juxtaposition du diagramme simplifié d'analyse factorielle (centre de gravité des nuages de points-observations dans le plan I — II)et du dendrogramme simplifié, fait ressortir le rôle du facteur I dans le processus d'agrégation : les genres *Nycticebus* (NY) et *Arctocebus* AR) qui se projettent sensiblement dans la même zone de l'axe I (ils sont seulement distingués sur l'axe II) sont regroupés à un niveau très bas, puis associés à un niveau assez faible aux *Perodicticus*, groupés en un nuage voisin. Les *Loris*, nettement plus éloignés, ne sont rattachés qu'à un niveau plus élevé.

Nycticebus et *Arctocebus* sont mêlés dans le dendrogramme. Les *A. c. aureus* (2AR), très excentrés en analyse factorielle, sont rattachés les derniers à *Nycticebus* (NY) et *A. c. calabarensis* (OAR et 1AR). Cette dernière variété (OAR et 1AR) est rattachée aux *Nycticebus* (NY) à un niveau plus bas que deux représentants de ce même genre, rattaché à un niveau légèrement plus élevé : au cours du processus d'agrégation, les *A. c. calabarensis* sont plus voisins du groupe déjà formé par les *Nycticebus* que les deux derniers individus appartenant à ce genre ; mais ces individus sont eux-mêmes plus voisins des *Arctocebus* déjà regroupés que ne le sont les *A. c. aureus*. Ceci s'explique par le fait que les deux nuages *Nycticebus* et *Arctocebus* ne sont pas très éloignés et les points les plus proches de ces deux nuages sont plus voisins entre eux que ne le sont les points excentrés de chacun des nuages de leur barycentre.

Chez les Lorisidés, *A. calabarensis* est la seule espèce pour laquelle se trouvent mises en évidence par l'analyse factorielle et la classification automatique deux sous-espèces. Le petit nombre des représentants d'*A. c. aureus* ne permet pas d'affirmer que les proportions des crânes soient toujours différentes de celles d'*A. c. calabarensis*, mais cette distinction a été soulignée par Sanderson (1940) qui voit dans les deux formes deux espèces différentes : *A. calabarensis* Smith 1860 et *A. fide* Schwartz 1931. Nous ne nous engagerons pas dans une polémique sur la taxonomie du genre *Arctocebus*, nous contentant d'apporter notre contribution.

b) Interprétation phylogénétique.

b1. — *Caractères de Lémurien.*

Bien que nettement distincts des formes malgaches, les Lorisidés possèdent les caractères classiques des Lémuriens.

Formule dentaire.

La formule dentaire correspond à la formule la plus primitive des Lémuriens actuels. Elle dérive

Source : MNHN, Paris

de la formule mamalienne ancestrale par la perte d'une incisive et de la première prémolaire sur chaque demi-mâchoire :

$$I\frac{2}{2},\ C\frac{1}{1},\ P\frac{3}{3},\ M\frac{3}{3}$$

Les incisives supérieures montrent une tendance à la réduction comme chez la plupart des Lémuriens. Assez peu marquée chez *Perodicticus*, elle n'affecte que les incisives externes de *Nycticebus*. Chez *Arctocebus* et surtout *Loris*, les deux incisives sont grêles.

Peigne dentaire.

Il est constitué par les quatre incisives I_1 et I_2 et deux canines incisiformes, toutes proclives et aplaties transversalement (fig. 16). C'est la première prémolaire P_2, très allongée, qui joue le rôle de canine.

Les canines, très semblables aux incisives par leur aplatissement et leur réduction chez *Arctocebus* et *Loris*, sont moins spécialisées chez *Nycticebus* et *Perodicticus* chez qui elles sont moins comprimées et plus grosses.

Morphologie des molaires.

Les molaires supérieures sont constituées d'un trigone auquel s'ajoute un hypocone plus ou moins développé. A la mandibule, les molaires présentent des cuspides caractéristiques des Lémuriens : à un trigonide réduit aux deux cuspides distales, fait suite un talonide qui porte deux fortes cuspides à peine moins élevées que les deux antérieures : l'entoconide lingual et l'hypoconide buccal encadrent une dépression, le bassin, où vient se loger le protocone de la molaire supérieure correspondante, en position d'occlusion. La dernière molaire M_3 porte un hypoconulide distal.

Orbites.

L'orbite est fermée latéralement par une barre post-orbitaire mais communique largement avec la fosse temporale. Grêle chez *Arctocebus*, l'arcade orbitaire s'élargit, assurant une meilleure protection latérale du globe oculaire chez *Nycticebus* et *Loris* et se raccorde à un bourrelet périorbitaire saillant au-dessus du frontal, chez ces deux-mêmes genres, ainsi que chez *Perodicticus*.

Sphérisation du neurocrâne.

L'importance du neurocrâne par rapport au massif facial est grande mais, tandis que chez *Arctocebus* et *Perodictus* la boîte crânienne paraît allongée et étroite, elle est beaucoup plus globuleuse chez les genres asiatiques. Le plan du *foramen magnum* fait, avec la base du crâne, un angle plus important que chez la plupart des Lémuriens, en particulier chez *Loris*. L'écaille occipitale est très basse mais montre, à l'exception de *Loris*, un triangle néoccipital très large, qui prolonge la voûte crânienne en arrière des pariétaux.

Membres.

Le mode de vie arboricole, à côté de certaines spécialisations liées à la locomotion, est associé, chez les Primates, à des mains et des pieds où le pouce divergent s'oppose aux autres doigts qui constituent une unité fonctionnelle dont le plan de symétrie passe par le doigt IV, le plus allongé. Tous les doigts portent des ongles plats, à l'exclusion de l'index du pied muni d'une griffe.

La crête épicondylaire ménage, à l'épiphyse distale de l'humérus, un orifice épicondylaire qui laisse le passage à l'artère brachiale et au nerf médian. Parmi les Lémuriens tels que nous les avons définis, *Arctocebus* constitue l'unique exception pour ce caractère.

Un troisième trochanter est distinct sur le fémur.

Source : MNHN, Paris

Ansa coli.

Peu développée chez *Arctocebus*, l'*ansa coli* prend la forme d'un U chez *Loris* et s'allonge considérablement en une boucle spiralée chez *Nycticebus* et *Perodicticus*, en relation avec des régimes moins carnassiers.

Encéphale.

Sur la face interne des hémisphères cérébraux, la structure triradiée du complexe calcarin, caractéristique des Primates est présente.

b.2 — *Caractères de LORISIFORMES.*

Temporal.

Si, comme chez la plupart des Lémuriens, la face inférieure du crâne montre deux bulles auditives renflées, celles-ci diffèrent sensiblement de celles des LÉMURIFORMES. La structure de cette région est traitée dans le chapitre consacré aux Cheirogaleidés qui constituent une famille intermédiaire entre les deux groupes. Par le développement du tympanal, la pneumatisation (sinus D_4 et région pétromastoïdienne) et la répartition des orifices vasculaires et nerveux, la région temporale des Lorisidés se révèle typique des LORISIFORMES.

En particulier, le tympanal n'est pas englobé dans la bulle et montre chez les divers genres, des stades d'évolution différents (Saban, 1963).

Chez *Loris* et probablement *Arctocebus*, l'anneau primordial, extrêmement grêle, n'est libre que sur une très petite portion au niveau de la gouttière malléolaire car son bras antérieur et son bord inférieur se soudent à la paroi externe de la bulle (fig. 44). Le bras postérieur, très développé, limite la partie postérieure et dorsale d'un court conduit auditif externe en s'étalant sur la portion rétroméatique de la bulle et de l'écaille.

Chez *Perodicticus*, le tympanal recouvre la bulle sur tout son pourtour, et les deux bras tapissent la portion horizontale et rétroméatique de l'écaille. En avant, le tympanal s'étend jusqu'à l'orifice tubaire et constitue la paroi latérale de la bulle. Il n'existe pas de conduit auditif externe.

Chez *Nycticebus*, le tympanal recouvre la bulle comme dans le cas précédent, mais, de plus, par allongement vers l'extérieur des deux bras qui se soudent dorsalement, constitue un long conduit auditif externe (fig. 43).

En liaison avec le développement du tympanal, on observe la ramification du canal post-glénoïdien qui s'ouvre par des orifices secondaires variables au fond de la fosse glénoïde. Ces orifices sont étroits et traduisent la diminution du rôle du sinus pétro-squameux inférieur dans le drainage du sang cérébral.

Le canal de Jacobson est distinct du canal carotidien, comme chez les Indridés, sauf chez *Perodicticus*.

La gouttière malléolaire s'ouvre dans la région postérieure de la scissure de Glaser (suture de l'os pétreux constituant la bulle avec le squamosal), en avant du tympanal, comme chez les TARSIIFORMES et les Platyrhiniens. Comme chez ces derniers, on trouve, en avant de l'ouverture de la gouttière malléolaire, un orifice distinct pour le passage de la corde du tympan.

Structure de l'orbite.

Comme chez les Galagidés, les TARSIIFORMES, les Platyrhiniens et les Catarhiniens, l'ethmoïde apparaît dans la cloison orbitaire interne, sous forme d'un *os planum*, qui s'insinue entre le lacrymal et le processus orbitaire du palatin peu développé (voir Cheirogaleidés).

Au niveau du rebord orbitaire inférieur, le malaire n'atteint pas le lacrymal dont il est séparé par le maxillaire qui passe en continuité de la face au plancher de l'orbite.

L'orifice lacrymal est situé immédiatement en avant du rebord orbitaire et le lacrymal, peu développé du côté facial, ne borde l'orifice qu'en arrière.

Source : MNHN, Paris

Fosses nasales.

Le premier cornet ethmoïdal est très développé et atteint presque le niveau des narines. Le sinus frontal est très peu étendu.

Genitalia femelles.

Le clitoris, péniiforme, est traversé par un prolongement de l'urètre qui débouche en position subterminale.

Arctocebus montre des organes génitaux très différents de ceux qu'on rencontre chez les autres Lorisidés ; le clitoris est dirigé vers l'arrière et l'orifice vaginal, disposé de manière inhabituelle, transversalement, est situé très en arrière et s'ouvre à proximité de l'appendice caudal très réduit. En relation avec cette disposition, le pénis en érection est fortement recourbé vers l'avant.

De même, la disposition et la forme de l'ouverture vaginale sont particulières chez *Perodicticus* : c'est une fente allongée sagittalement, située presque à l'extrémité distale du clitoris et tournée vers l'avant, ce qui permettrait un accouplement ventral, fait unique chez les Lémuriens.

b.3 — *Caractères plésiomorphes.*

A côté de certains caractères lémuriens qui sont, soit primitifs (formule dentaire, absence de cloison post-orbitaire) soit très évolués (peigne dentaire, tympanal), les Lorisidés ont conservé d'autres dispositions qui, par rapport aux autres Lémuriens, apparaissent plésiomorphes.

Crâne.

Les crêtes temporales, même chez les formes de taille modeste comme les *Loris*, constituent deux forts bourrelets qui se prolongent sur les pariétaux en divergent vers l'arrière pour rejoindre les crêtes lambdoïdales au niveau de la région mastoïdienne. Il n'y a cependant jamais de crête sagittale bien différenciée car les deux bourrelets ne se rapprochent pas suffisamment.

Le palais se prolonge nettement en arrière de M^3 chez *Loris* mais, chez les trois autres genres, les choanes s'avancent jusqu'au niveau du rebord antérieur de M^3.

Faible molarisation des prémolaires.

La première prémolaire P^2 est monocuspide comme chez tous les Lémuriens mais sa hauteur est généralement plus grande que celle de P^3. Tranchante, sauf chez *Perodicticus* où elle est conique, elle porte souvent un métastyle basal (*Arctocebus*) ou un métastyle et un parastyle aigus (*Loris*).

La deuxième prémolaire, plus petite, est monocuspide chez *Perodicticus et Nycticebus*, mais chez ce dernier, la cuspide principale est encadrée de deux styles buccaux et d'un court *cingulum* lingual. Chez *Loris* et *Arctocebus*, il s'adjoint un petit protocone lingual, auquel fait suite distalement un *cingulum* aigu, particulièrement développé dans le dernier genre.

Chez *Nycticebus* et *Perodicticus*, la dernière prémolaire P^4 est nettement plus grosse que les précédentes et porte deux cuspides et un *cingulum* peu important chez *Nycticebus*. Dans les deux genres, la dent est élargie transversalement mais reste très aplatie et sa surface reste très inférieure à M^1.

Chez *Loris*, P^4, bicuspide, avec deux styles et un *cingulum* postéro-lingual très aigus et un contour moins aplati, reste très inférieur en dimensions à M^1, tandis que chez *Arctocebus* où P^4 a une morphologie semblable, le passage de P^3 caniniforme à M^1 est plus progressif.

La molarisation des prémolaires supérieures, même chez *Arctocebus* où elle est la plus poussée, reste donc faible.

Cette tendance est encore plus marquée au niveau des prémolaires mandibulaires : elles sont toutes monocuspides dans les quatre genres et ne portent qu'un talonide très discret bordé par un *cingulum* distal.

Source : MNHN, Paris

Mamelles.

Le nombre de mamelles est parmi le plus élevé des Lémuriens, en liaison avec le nombre de jeunes par portée, qui varie entre deux et trois. Parmi les mamelles, au nombre de deux ou trois paires, ce sont surtout les mamelles inguinales qui sont fonctionnelles, comme chez les Galagidés et les Cheirogaleidés où les trois paires sont constantes.

b. 4 — *Caractères apomorphes.*

En sus de certains caractères spécialisés propres à la plupart des Lémuriens (peigne dentaire...), les Lorisidés présentent certaines tendances évolutives qui se retrouvent dans d'autres groupes de Lémuriens.

Vibrisses.

Les Lorisidés sont, parmi les Lémuriens actuels, les formes chez qui les vibrisses sont les plus rares, réduites à quelques poils sensoriels autour du museau.

Glandes de marquage.

Un clivage net s'opère au sein des Lorisidés entre les formes africaines (*Arctocebus* et *Perodicticus*) et asiatiques (*Loris* et *Nycticebus*), que ce soit morphologiquement ou histochimiquement, au niveau des glandes sudoripares, des glandes des paumes des mains et des plantes des pieds ou des glandes spécialisées : les formes africaines et les Galagos montrent d'étroites ressemblances ; il en est de même pour les deux genres asiatiques qui sont fortement semblables entre eux mais nettement différents des précédents (Ellis et Montagna, 1963).

Par exemple, les glandes spécialisées de marquage sont, pour les Lorisidés africains, localisées au niveau du *scrotum* et de la vulve. Chez *Arctocebus*, seul le mâle porte sur la partie postérieure du *scrotum*, une zone glandulaire, dépourvue de poils et creusée de sillons délimitant des aires polygonales irrégulières. Chez *Perodicticus*, l'aire glandulaire a envahi presque toute la région scrotale et, chez la femelle, on trouve une aire pseudo-scrotale qui présente les mêmes caractères morphologiques, de part et d'autre de la région ano-génitale. Ces aires striées, utilisées pour le marquage du territoire, semblent constituer des surfaces de friction lors de l'accouplement. Ces glandes, comme chez les Galagidés, sont exocrines.

Chez les *Loris* et *Nycticebus*, ces différenciations inguinales n'existent pas mais on trouve sur la face interne des bras des glandes bien circonscrites qui réagissent à des médiateurs chimiques différents.

Les glandes sudoripares des extrémités des membres des formes africaines sont de type exocrine et le produit de sécrétion est riche en glycogène. Chez les Lorisidés asiatiques, ces glandes sont différentes des glandes sudoripares corporelles et font la transition entre le type exocrine primitif et le type apocrine. Leur produit de sécrétion est très pauvre en glycogène.

Signalons que les Lorisidés, comme les Galagidés et certains Cheirogaléidés, sont réputés pour leur marquage à l'urine.

Orbites.

Si *Arctocebus* et *Perodicticus* ont des orbites relativement peu grandes, la largeur bizygomatique dépassant la largeur biorbitaire externe, celles-ci prennent un très grand développement chez les genres asiatiques où elles tendent à devenir contiguës. Chez *Loris*, elles ne sont séparées en avant que par un mince *septum* et leurs dimensions dépassent en valeur absolue celles de *Perodicticus* au crâne sensiblement plus volumineux. L'orientation des axes orbitaires subit lui aussi des modifications, l'angle des plans orbitaires (APO) tendant à s'ouvrir à mesure que les orbites grandissent (tab. 10).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 10. — Lorisidés — Angles de la région orbito-palatine.

	Angle des plans orbitaires APO	Angle orbito-palatin AOP
LORIS	146	46
NYCTICEBUS	138	55
ARCTOCEBUS	128	38
PERODICTICUS	127	50

La direction des orbites dans un plan vertical donne aux crânes de Lorisidés une allure particulière car le regard semble naturellement orienté vers le haut. Cette impression est liée à la valeur de l'angle orbito-palatin (AOP), ici très faible. En réalité, l'analyse des crânes orientés suivant la méthode vestibulaire montre que l'angle du plan de l'orbite avec l'horizontale (AVO) est très constant, légèrement inférieur à 90°, tandis que, contrairement à la plupart des Mammifères, les Lorisidés ont un angle vestibulo-palatin variable et nettement supérieur à la moyenne : la direction du regard, en position d'alerte, s'écarte moins qu'il n'y paraît de la position primitive mais se trouve cependant relevée en liaison avec un mode de vie arboricole. On retrouve chez *Palaeopropithecus*, Indridé subfossile de Madagascar une orientation semblable.

Molaires.

Les molaires supérieures sont caractérisées par une tendance à l'acquisition d'une quatrième cuspide disto-linguale qui se différencie à partir du *cingulum* : c'est un hypocone.

Chez *Perodicticus* et *Nycticebus*, l'hypocone, moins développé, surtout chez le premier, confère aux molaires allongées transversalement, un contour trapézoïdal, le plus petit côté étant situé du côté lingual. La dent s'élargit mésiodistalement chez *Loris* et devient même presque quadratique chez *Arctocebus* par suite de la grande extension de l'hypocone.

La dernière molaire M^3, toujours la plus petite, est réduite aux deux cuspides mésiales chez *Perodicticus*, au trigone bordé d'un *cingulum* chez *Nycticebus* et *Arctocebus* et possède un petit hypocone aigu très net chez *Loris*.

La morphologie des cuspides est variable suivant les genres : les formes à régime mixte, comme *Nycticebus* qui, en captivité au moins, survit avec un régime frugivore, les cuspides sont émoussées. Par contre, chez *Arctocebus* et surtout *Loris*, les cuspides auxquelles s'ajoutent des styles aigus, sont très pointues : ce sont des insectivores et carnassiers exclusifs. Pour *Perodicticus*, les cuspides sont à peine distinguables par suite de l'abrasion importante dont elles sont l'objet. Cette altération est considérée par GREGORY comme une dégénérescence et une adaptation à un régime omnivore.

Membres.

Les Lorisidés présentent un mode de vie arboricole très particulier : quadrupèdes lents, ces animaux se déplacent en conservant en permanence au moins trois points d'appui sur le support. Les membres portent la marque de ce mode de progression original chez les Lémuriens actuels.

Les membres antérieurs et postérieurs, subégaux, sont longs et grêles, en particulier chez *Loris* où le rapport entre bras et avant-bras change au profit de ce dernier (tab. 11).

Au niveau des os longs, les grandes artères se ramifient en un réseau admirable qui permettrait, en assurant une rétention sanguine, de serrer pendant longtemps un support (WALKER, 1967).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 11. — Lorisidés — Indices des membres (d'après NAPIER et NAPIER, 1967).

	Indice brachial $IB = 100 \frac{\text{radius}}{\text{humérus}}$	Indice intermembral $II = 100 \frac{\text{humérus + radius}}{\text{fémur + tibia}}$
LORIS	115	92
NYCTICEBUS	100	96
ARCTOCEBUS	96	90
PERODICTICUS	104	88

Au niveau du coude, l'articulation humérus-cubitus permet une extension totale de l'avant-bras, l'olécrâne surbaissé se logeant dans une profonde fosse correspondante. Les mouvements relatifs du radius et du cubitus, du tibia et du péroné, permettent des mouvements étendus de pronation et de supination qui favorisent des prises de support variées. Les mains et les pieds sont très grêles par suite de l'allongement de la deuxième rangée métacarpienne et métatarsienne ainsi que des phalanges. Ces caractères, qui constituent une adaptation au déplacement par brachiation, se retrouvent chez les formes lentes comme *Phascolarctos* (Koala). Cet allongement des membres antérieurs est associé à une augmentation relative de la longueur du tronc, que confirme la grande hauteur des vertèbres. Toutes ces tendances trouvent leur expression la plus poussée chez *Loris*.

Si la main de *Loris* et de *Nycticebus* appartient au type lémurien classique, avec pouce divergent pouvant s'opposer au doigt IV, le plus allongé de la main, l'adaptation à la préhension se perfectionne chez les formes africaines par l'acquisition d'une véritable pince didactyle : le pouce, lorsque la main est ouverte, fait un angle de 180° avec les autres doigts parmi lesquels le doigt IV devient prépondérant et élément central de symétrie ; c'est la conséquence de la très forte réduction de l'index : chez *Perodicticus*, le tubercule qui le représente porte un ongle reconnaissable et la dernière phalange, minuscule, est encore présente (fig. 31) ; ce n'est même plus le cas chez *Arctocebus* chez qui il n'y a plus ni ongle ni phalange distale à l'index.

Les coussinets de la main montrent une disposition primitive (fig. 32) : les quatre coussinets interdigitaux et les coussinets proximaux thénariens et hypothénariens sont bien individualisés, fortement bombés et ne montrent aucune tendance à la fusion. Leurs dermatoglyphes sont très faiblement en relief chez les formes africaines.

Les os du tarse et du métatarse sont peu allongés, contrairement aux Galagidés sauteurs.

Les coussinets plantaires sont plus évolués chez les formes asiatiques : alors qu'ils ne montrent aucune tendance à la fusion chez les formes africaines, on trouve deux tendances opposées chez *Nycticebus* et *Loris* (RAKOTOSAMIMANANA, com. pers.). Chez le premier, c'est du côté tibial que se produisent les fusions (thénar th et interdigital C1), tandis que chez *Loris*, c'est du côté péronéal (C3 et C4).

Encéphale.

L'encéphale des Lorisidés est remarquable par son grand volume par rapport au poids corporel (tab. 12) : le cerveau de *Nycticebus* est celui qui possède l'indice d'encéphalisation * le plus élevé des Lémuriens vivants après *Daubentonia* (BAUCHOT et STEPHAN, 1966).

Les sillons sont généralement bien marqués et les sillons orbitaire, coronal, latéral et parallèle, sont visibles. Chez *Perodicticus*, le *sulcus centralis*, habituellement présent seulement chez les Singes, semble exister (fig. 18).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12. — Lorisidés — Indices d'encéphalisation (d'après BAUCHOT et STEPHAN, 1966).

	Poids encéphalique	Indice d'encéphalisation *
LORIS	6,6 g	515
NYCTICEBUS	12,5 g	400
PERODICTICUS	14 g	383

* Indice d'encéphalisation : $i = b/T\ \%$

avec $b = \dfrac{\text{poids encéphalique}}{\text{poids somatique} \times 10^{0,66}}$

T = indice moyen d'encéphalisation de l'ensemble des Insectivores de base.

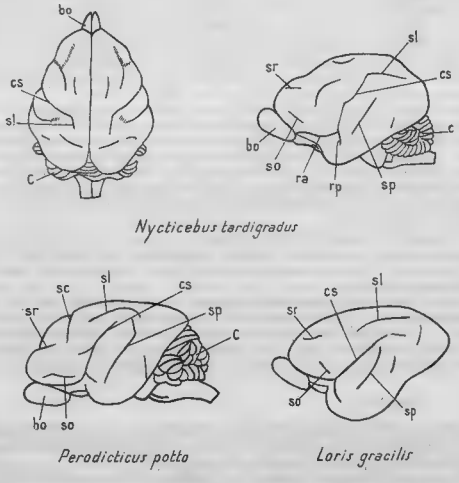


FIG. 18. — Lorisidés — Encéphale

bo : bulbe olfactif, c : cervelet, cs : complexe sylvien, ra : rhinale antérieure, rp : rhinale postérieure, sc : *sulcus centralis* (s. de Rolando), sl : sillon latéral (intrapariétal), so : sillon orbitaire, sp : sillon parallèle (*post-sylvia*), sr : *sulcus rectus* (coronal).

Source : MNHN, Paris

L'étude des noyaux gris en coupes sériées montre que le *striatum*, important relai des voies visuelles, est proportionnellement plus important que chez les autres Lémuriens, *Daubentonia* excepté (Stephan, Bauchot et Andy, 1970). Le lobe occipital, où se trouve l'aire corticale visuelle, est lui aussi étendu et recouvre presque complètement le cervelet, relativement de petite taille, ce qui peut être mis en liaison avec la locomotion lente qui n'implique pas un grand équilibre comme chez les formes vives et sauteuses.

Autres dispositions anatomiques.

Au niveau du cou des *Perodicticus*, des callosités à vocation sensorielle coiffent l'extrémité des épines dorsales portées par les dernières vertèbres cervicales et les trois premières thoraciques (Walker, 1970). Chez *Arctocebus*, les épines, sans être si developpées, sont aussi très longues au niveau des vertèbres cervicales, en particulier la dernière d'entre elles.

Le massif facial est relativement court mais le développement d'une épine sous-nasale rend peu apparente cette réduction. Très courte chez *Perodicticus* cette excroissance prolonge le museau par un véritable tube prémaxillo-nasal qui s'avance au delà du prosthion chez *Loris*.

Signalons chez *Loris* une anomalie unique parmi les Lémuriens dans la disposition des artères sous-clavières et carotides. Habituellement, un tronc brachiocéphalique, issu de l'aorte, se divise en deux rameaux, l'un donnant naissance à la sous-clavière droite et la carotide droite, l'autre constituant la carotide gauche. La sous-clavière gauche se différencie isolément de l'aorte. Chez *Loris*, trois vaisseaux naissent de l'aorte : un tronc brachiocéphalique, la carotide gauche et la sous-clavière gauche (Hill et Davies, 1957).

Caryotypes.

La morphologie des chromosomes et le mécanisme d'évolution de la formule chromosomique seront détaillés lors de l'étude des Lémurs pour lesquels on peut suivre un exemple de progression.

Signalons que les formules chromosomiques primitives sont constituées par un grand nombre de chromosomes acrocentriques (centrosome terminal), et les formules évoluées par un nombre réduit de chromosomes médiocentriques ou submédians (centrosome médian ou submédian). En ajoutant tous les bras des chromosomes non sexuels, on obtient le Nombre Fondamental (NF) qui, dans certaines lignées, reste constant, tandis que certains chromosomes acrocentriques fusionnent pour donner des chromosomes médiocentriques. C'est la « fusion robertsonnienne », un des mécanismes essentiels de l'évolution du nombre et de la forme des chromosomes.

Le caryotype de *Perodicticus* a fait récemment l'objet de nouvelles études qui ont permis la découverte d'une nouvelle paire de médiocentriques (*P.p. ibeanus* et *P.p.kikuyuensis* Bender et Chu, 1963 ; Rumpler, non publié) : la nouvelle formule correspond à une garniture chromosomique à 2N = 64 dont 14 paires de médiocentriques. Le Nombre Fondamental est très élevé (NF = 90) mais la fusion centrique est déjà bien avancée. Il en est sensiblement de même avec *Loris* (2N = 62 — Egozcue, Ushijima et Egozcue, 1966).

Chez *Arctocebus*, l'évolution est plus avancée (2N = 52 — Egozcue et Egozcue, 1966), mais chez *Nycticebus*, le stade ultime de l'évolution robertsonnienne est atteint puisque tous les chromosomes sont médiocentriques (2N = 50 — *N. c. bengalensis* et *N. c. pygmaeus*, Chu et Bender, 1962 — Klinger 1963).

b.5 — *Relations phylétiques entre les genres.*

L'étude des caractères évolutifs des quatre genres de Lorisidés met bien en évidence l'évolution « en mosaïque » dans ce groupe : l'opposition entre *Arctocebus* et *Nycticebus* y est particulièrement nette : l'encéphalisation, le développement des orbites sont très avancés chez la forme asiatique mais les dents et la main se révèlent peu évoluées. On trouve une évolution différente chez la forme africaine aux petits yeux latéraux et au crâne cérébral aplati, mais chez qui les prémolaires se molarisent et passent progressivement aux molaires quadratiques à hypocone très étendu, tandis que l'index est réduit à un tubercule.

Source : MNHN, Paris

Bien que les Lorisidés constituent un groupe homogène, la coupure entre les genres se fait le plus souvent conformément à la distribution géographique et les genres africains *Arctocebus* et *Perodicticus* montrent plus d'affinités entre eux qu'avec les formes indo-malaises, *Loris* et *Nycticebus*, elles-mêmes très voisines. L'analyse chromatographique de l'hémoglobine confirme les données anatomiques : on met en évidence deux composants qui ont chacun une vitesse de diffusion voisine pour les deux genres indo-mélanaisiens (Buettner-Janusch, 1964), tandis que pour *Perodicticus*, dans la moitié des cas, il apparaît une troisième bande qui n'a pu être mise en relation avec les sous-espèces et dont la signification reste inconnue (Buettner-Janusch et Buettner-Janusch, 1963).

Arctocebus semble représenter, pour de nombreux caractères plésiomorphes, la forme la plus primitive des Lorisidés (crâne aplati dorso-ventralement, orbites de taille moyenne, membres peu spécialisés...) qui possède des caractères qui se trouveront, à un stade plus évolué, chez les *Loris* et *Nycticebus* d'une part, les *Perodicticus* d'autre part. Cependant quelques caractères spécialisés, appartenant en particulier aux dents jugales et à la main, font que ce genre ne peut être considéré comme un ancêtre direct de la lignée des autres Lorisidés, bien qu'il s'en soit certainement peu écarté.

Nycticebus et *Loris* se rattachent à un type structuralement voisin de *Arctocebus* par deux voies évolutives distinctes : sphérisation de l'arrière-crâne associé à une cérébralisation et augmentation de la taille des orbites chez *Nycticebus*, les dents jugales restant peu évoluées ; adaptation à la vie arboricole (allongement des membres) et nocturne (très grande extension des organes visuels) et à un régime alimentaire insectivore chez *Loris*.

La position de *Perodicticus* est plus mal définie car le genre présente à la fois des caractères qu'on retrouve chez *Nycticebus* et *Arctocebus*. Cependant, la conservation d'orbites de taille relativement faible et certaines dispositions ébauchées chez les *Arctocebus* semblent indiquer que les *Perodicticus* dérivent de la lignée aboutissant au genre précédent et qu'ils n'auraient pas évolué par développement des orbites comme les autres genres, mais en acquérant des dispositions particulières (dents, épines dorsales, organes génitaux externes) tandis que la boîte crânienne s'arrondissait. Les caractères évoquant *Nycticebus* et *Loris* correspondraient alors à l'épanouissement de caractères plésiomorphes contenus dans le stock génétique des Lorisidés.

Il n'est cependant pas exclus que *Arctocebus* se soit différencié plus tôt, *Perodicticus*, *Nycticebus* et *Loris* se rattachant tous trois à une branche commune différente.

Ces filiations peuvent se résumer dans un chronodendrogramme (fig. 19), basé sur la répartition des genres dans le premier plan factoriel et sur l'interprétation phylogénétique des caractères apomorphes.

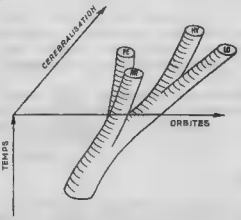


Fig. 19. — Lorisidés — Chronodendogramme phylogénétique d'après les deux principales tendances évolutives du crâne. AR : *Arctocebus*, LO : *Loris*, NY : *Nycticebus*, PE : *Perodicticus*.

Source : MNHN, Paris

B. — LES GALAGIDES Anthony et Vallois 1926

Les Galagidés, qui constituent pour Hill (1953), une famille distincte des Lorisidés, se différencient essentiellement par des caractères dentaires (molarisation des dernières prémolaires) et le mode de vie (grimpeurs sauteurs vifs aux membres postérieurs allongés), ainsi que par de nombreux caractères de moindre importance dont les principaux sont énumérés dans le tableau 13.

Tableau 13. — Galagidés — Principaux caractères génériques.

	Galagidés Anthony et Vallois, 1926		
	Galago Geoffroy 1796	*Euoticus* Gray 1863	*Galagoïdes* Smith 1833
Taille	grande à moyenne (70 à 40 cm).	moyenne	petite (inférieure à 350 cm).
Ongles	plats	carénés sauf sur le pouce des mains et le pouce et le 2e doigt des pieds	plats
Prémaxillaires	courts.	courts.	projetés en avant en une épine sous-nasale.
Région préorbitaire de la face	supérieure ou égale au diamètre de l'orbite.	inférieure au diamètre de l'orbite	inférieure au diamètre de l'orbite
Incisives supérieures	$I^1 \sim I^2$	$I^1 < I^2$	$I^1 \sim I^2$
Prémolaires supérieures	P^2 non caniniforme P^3 avec protocone	P^2 caniniforme P^3 sans protocone	P^2 non caniniforme P^3 sans protocone

Tous les auteurs s'accordent pour reconnaître cinq types parmi les Galagidés.

Nous conserverons provisoirement la classification de Hill (1953) qui distingue trois genres, *Galago*, *Euoticus* et *Galagoïdes*, le premier regroupant trois espèces, *G. crassicaudatus*, *G. alleni* et *G. senegalensis* dont les crânes sont aisément reconnaissables, en particulier par la taille qui est décroissante.

a) — Analyses typologiques.

1. — *Analyse factorielle des correspondances.*

L'analyse porte sur 98 Galagidés et 33 variables.

1-1. *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	51,2	12,9	8,1	5,8	4,1
		72,2			

Source : MNHN, Paris

La représentation dans un espace à 3 dimensions est bonne (72,2 % de l'inertie totale). L'axe I est nettement prédominant et concentre la moitié de l'information mais l'axe II prend ici une valeur plus grande que chez les Lorisidés.

1-2. *Les 33 points-variables.*

Axe I.

Variables de la région orbito-visuelle.

Nous retrouvons l'antagonisme entre le pôle « grands yeux rapprochés » et le pôle « yeux plus petits et écartés », marqué par la distribution opposée des points « largeur et hauteur de l'orbite » (LOR et HOR) d'une part, et des points « largeur interorbitaire et largeur bioptique » (LIO et LOP) d'autre part. Ces deux derniers points sont étroitement associés dans le premier plan factoriel mais éloignés suivant l'axe III.

Variables de la face.

La face subit des variations importantes chez les diverses formes de Galagidés car les points-variables liés aux grandeurs faciales sont largement excentrés du côté opposé au pôle orbitaire : aux formes à gros yeux et face courte s'opposent les formes à yeux plus petits et face allongée ; le point « largeur entre M^2 » (LM2), légèrement moins excentré, montre que la réduction de la face affecte à un titre moindre la largeur de celle-ci. L'ouverture nasale a ses points-variables très excentrés eux aussi, du côté du pôle facial.

La « largeur bizygomatique » (LBZ) se trouve en position intermédiaire entre la « largeur exterorbitaire » (LEO) et la « longueur de l'arcade dentaire » (LARD) : ces deux variables combinent leurs actions, et la largeur bizygomatique n'est maximale ni chez les formes à forts masticateurs actionnant de longues mandibules, ni chez les formes à gros yeux où les arcs orbitaires sont écartés.

Variables du neurocrâne.

Parmi les points-variables, le plus excentré correspond à la largeur frontale minimale (LRF), ce qui indique, chez les Galagidés, une constriction post-orbitaire variable, tout en restant généralement forte.

Le nuage des autres points-variables se projette sur l'axe I de manière groupée mais il est légèrement décentré du côté du pôle oculaire, à l'opposé du pôle facial. Les variables liées aux longueurs de la boîte crânienne (nasion-opisthocrânion NAO et surtout nasion-basion NAB) s'opposent à la largeur bipariétale (LBP) tandis qu'à la longueur de la voûte au niveau des frontaux (NBA) et de l'occipital (OLB) s'oppose la longueur de la suture bipariétale (BRL).

Les variables mixtes mesurant la longueur du crâne, basion-prosthion (BPR) et prosthion-inion (PRI), ont des positions très éloignées : la première variable est étroitement dépendante des variables faciales ; par contre, la seconde, intermédiaire entre le nuage des points associés à la face et le nuage associé à la boîte crânienne, montre qu'une compensation s'établit : la réduction de la face s'accompagne d'un basculement vers l'arrière de l'occipital.

Axe II.

Variables de la région orbito-visuelle.

On retrouve sur l'axe II la même opposition gros yeux rapprochés — petits yeux écartés, les projections des variables intéressées s'alignant sur une droite passant par l'origine dans le premier plan factoriel.

Source : MNHN, Paris

Variables faciales.

Les variables faciales sont peu discriminantes sur l'axe II sur lequel elles se projettent près de l'origine, à l'exception de la « largeur de l'ouverture nasale » (LNE), très peu corrélée avec la hauteur de ce même orifice (HNE) et qui se projette dans le plan factoriel I en position diamétralement opposée aux points représentatifs des dimensions du *foramen magnum* (HFM) et LFM, ouverture située au pôle opposé du crâne.

Variables du neurocrâne.

L'opposition globale neurocrâne-face est encore présente puisque les projections des deux nuages des points représentatifs sont décentrées de part et d'autre de l'origine, mais les premières s'étalent plus largement sur l'axe II.

Les variables exprimant la largeur de la plaque basillaire (largeur biovale LOV et largeur condylienne antérieure LBA) sont les plus éloignées du barycentre. Du même côté, on trouve les variables associées à la sphérisation du crâne (hauteur du crâne HCA et largeur bipariétale LBP).

Du côté opposé, c'est le développement de l'écaille occipitale (OLB) et du frontal (nasion-bregma NBA et NBC) qui polarise la distribution, mais les deux variables sont très voisines de l'origine.

Axe III.

Variables de la région orbito-visuelle.

Les variables « dimensions de l'orbite » sont beaucoup mieux centrées qu'elles ne l'étaient sur les deux axes précédents mais les deux variables qui mesurent l'écartement des orbites sont fortement opposées : la corrélation observée dans le premier plan factoriel n'est pas générale et pour les observations situées dans le voisinage de ces points fortement excentrés par rapport à l'axe I et II (pôle opposé à celui des orbites de grande taille), il existe une variation dans l'orientation de la paroi interne des orbites.

Variables de la face.

La situation des projections de la « largeur du museau » (LM2) et de la « longueur préorbitaire » (nasion-prosthion NAP) montre que, pour les formes à massif facial bien développé, qui ont leurs points représentatifs décalés sur l'axe I vers le pôle facial, il existe une variation entre les formes à museau massif et les formes à museau fin.

Variables du neurocrâne.

C'est la « hauteur de l'écaille occipitale » (OLB) qui se projette très loin du centre des coordonnées, en opposition avec les variables de la voûte pariétale et frontale (BRL, NLA et NLC, NBA et NBC). D'autre part, la « largeur frontale minimale » (LFR) est excentrée sur les trois premiers axes.

1-3. — *Les 98 points observations.*

Les cinq types de Galagidés sont bien séparés en cinq nuages circonscrits suivant une disposition très particulière : les trois nuages *Galago crassicaudatus* (GC), *Galago alleni* (GL) et *Galago senegalensis* (GS) sont largement espacés et presque alignés suivant une droite légèrement oblique par rapport à l'axe I qu'elle recoupe au centre du nuage GC. D'autre part, les nuages représentatifs des *Galago senegalensis* (GS), *Euoticus* (EU) et *Galagoïdes* (GA) sont contenus dans un plan perpendiculaire à l'axe I où ils sont disposés en triangle subéquilatéral (fig. 20).

Source : MNHN, Paris

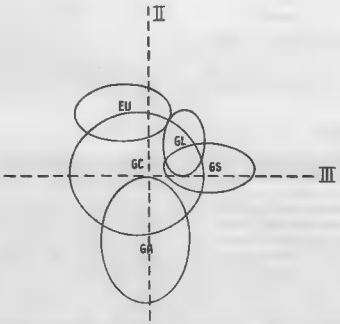


FIG. 20. — Galagidés — Analyse factorielle — Projection simplifiée des nuages de points-observations dans le plan II-III. GC : *Galago crassicaudatus*, GL : *Galago alleni*, GS : *Galago senegalensis*, EU : *Euoticus*, GA : *Galagoides*.

Galago crassicaudatus GEOFFROY, 1812.

Dans l'espace défini par les trois premiers axes factoriels, le nuage GC est sphérique, de révolution autour de l'axe I, et situé au pôle où sont groupées les variables faciales, à l'opposé du pôle orbitaire. Parmi les onze sous-espèces retenues par HILL, aucune n'est distinguée dans l'analyse factorielle craniologique.

Formes au massif facial très proéminent, aux orbites de dimensions réduites par rapport aux autres types de la famille, à la constriction post-orbitaire très forte, les *Galago crassicaudatus* se répartissent suivant deux gradients principaux correspondant aux axes II et III de l'analyse factorielle : d'un côté, les formes à museau court et large (proximité de LIO et éloignement de LOP), de l'autre, les formes à museau allongé et étroit avec des orbites plus frontales.

Galago alleni WATERHOUSE, 1837.

Le nuage des points figurant les crânes du Galago d'ALLEN (GL) est situé en position intermédiaire entre le nuage GC et le nuage GS et décentré du même côté sur les axes II et III que les *Galago senegalensis*.

Par rapport aux points-variables, le nuage GL est dans une zone vide, entre les deux blocs « massif facial » et « neurocrâne-orbites ». La boîte crânienne est relativement très longue (nasion-basion NAB) et au niveau de la voûte, les frontaux ont une grande extension (nasion-bregma NBA et NBC, cependant assez éloignés sur l'axe III).

Mais c'est surtout par rapport à la plaque basillaire que se ditingue cette forme intermédiaire de *Galago*. Le nuage GL est diamétralement opposé aux largeurs de celle-ci : largeur bicondylienne antérieure (LBA) et largeur biovale (LOV).

Sur l'axe III se manifeste l'attraction du point « hauteur de l'écaille occipitale » (OLB).

Galago senegalensis GEOFFROY, 1796.

Le nuage symbolisant le Galago du Sénégal (GS) est symétrique par rapport au plan perpendiculaire à l'axe qui contient les autres petites formes de Galagidés, *Euoticus* et *Galagoides*. A proximité

Source : MNHN, Paris

de ce plan sont situés la plupart des points-variables associés au neurocrâne et, à plus grandes distances, les points liés aux orbites (HOR et LOR) et à la largeur frontale (LFR). La face est ici réduite au profit de la boîte crânienne qui se développe dans les trois formes mais inégalement.

Du point de vue orbitaire, les *Galago senegalensis*, légèrement décalés sur les axes II et III du même côté que les points orbitaires, sont donc caractérisés par des orbites de grande taille sans cependant que la largeur exterorbitaire (LEO) soit extrême.

La voûte allongée du crâne présente un développement équilibré entre les frontaux (NBA et NBC) et les pariétaux (BRL). La très nette dissociation de l'arc et de la corde entre nasion et lambda (NLC et NLA), avec la plus grande proximité de l'arc, indique une forte convexité de cette région.

Euoticus Le Conte, 1857.

Le nuage des points représentants *Euoticus* est très décentré suivant les axes II et III. Il n'englobe qu'un seul point-variable, la « largeur exterorbitaire » (LEO). Les orbites sont en effet très développées, presqu'autant en valeur absolue que celles des *Galago crassicaudatus* d'une taille bien plus grande.

Par contre, le nuage est très éloigné de la plupart des points liés aux distances neurocrâniennes : la plaque basillaire est très étroite, et, malgré un développement relatif important par rapport à la face, le neurocrâne est étroit et bas, la voûte pariétale et l'écaille occipitale réduites, et la constriction post-orbitaire forte. C'est la voûte frontale qui est la mieux développée.

Le *foramen magnum* a des dimensions faibles.

Le genre n'est représenté dans notre échantillon que par *E. elegantulus*, de sous-espèce indéterminée (OEU), ou par les variétés *E. e. elegantulus* (1EU) et *E. e. pallidus* (2EU), non distinguées sur les diagrammes d'analyses factorielles.

Galagoides demidovii Fisher, 1806.

Le nuage représentant les Galagos de Demidoff est globuleux, se projette sur le demi-axe II situé du côté des variations du neurocrâne, contrairement aux trois autres types de Galagos de moyenne et petite taille, et symétriquement par rapport à l'origine sur l'axe III, comme *Galago crassicaudatus* (fig. 20).

Le museau est relativement très réduit, les variables faciales se trouvant en situation diamétralement opposée au nuage des points-observations, en particulier les « largeur et hauteur de l'ouverture nasale » (LNE et HNE) qui sont très petites.

Les orbites ne sont pas aussi vastes, même en tenant compte des faibles dimensions de l'animal, que chez *Euoticus* ni même que chez *Galago senegalensis*. En particulier la largeur exterorbitaire (LEO) n'est pas très grande.

Le nuage englobe plusieurs points-variables qui sont associés à un élargissement et une élévation du neurocrâne : largeur biparietale (LBP), largeur bistylomastoïdienne (LSM), hauteur du neurocrâne (HCA). On retrouve le bombement de la voûte (arc nasion-lambda NLA) associé à une extension des pariétaux (bregma-lambda, BRL).

La base du crâne est aussi élargie, le nuage GA étant le plus rapproché du pôle constitué par des points « largeur biovale » (LOV) et « largeur bicondylienne antérieure » (LBA), très excentré sur l'axe II. C'est aussi le cas pour le point « largeur frontale minimale » (LFR), ce qui indique que la constriction post-orbitaire est la moins marquée dans ce genre parmi les Galagidés.

L'ouverture du *foramen magnum* est très large comme le montre la position des deux diamètres (LFM et HFM) au sein du nuage.

2. — *Classification automatique par la variance.*

La classification isole bien les diverses espèces en quatre groupes principaux (fig. 21).

Galago crassicaudatus
Galagoides demidovii
Galago alleni — Galago senegalensis
Euoticus elegantulus

Source : MNHN, Paris

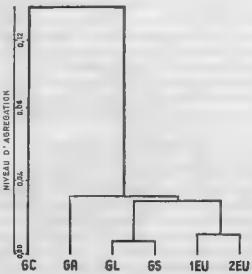


FIG. 21. — 98 Galagidés — 33 variables. Classification automatique par la variance — Diagramme simplifié. 1 EU : *Euoticus e. elegantulus*. 2 EU : *Euoticus e. pallidus*. GA : *Galagoides*, GC: *Galago crassicaudatus*. GL : *Galago alleni*, GS : *Galago senegalensis*.

Les niveaux d'agrégation sont comparables à ceux des Lorisidés, où les genres sont assez bien isolés et même légèrement plus élevés : *Galago crassicaudatus* est rattaché à un haut niveau (0,14) comme l'était *Loris* (0,11) et les trois autres groupes sont agrégés à un niveau compris entre 0,03 et 0,04 comme l'étaient les autres Lorisidés (0,02 à 0,04).

Deux groupes sont subdivisés à un niveau très bas (0,01) : le premier en *Galago senegalensis* et *Galago alleni*, le second suivant les deux variétés de *Euoticus elegantulus*. Ces deux dernières formes sont aussi nettement distinguées par la classification craniologique automatique que le sont les deux espèces précédentes de Galago.

L'espèce *Galago crassicaudatus* apparaît comme très nettement séparée des trois autres principaux groupes, en particulier de *Galago alleni* et *Galago senegalensis* qui lui sont taxonomiquement associés en un genre unique. Cet éloignement devra être interprété afin de déterminer s'il est lié à une allométrie de croissance de la forme la plus grande ou si l'écart constaté pour les caractéristiques crâniennes est associé à d'autres caractères morphologiques, anatomiques ou biologiques.

b) INTERPRÉTATION PHYLOGÉNÉTIQUE.

Les variations que présentent les Galagidés sont interprétées de manières différentes par les auteurs qui aboutissent à des classifications parmi lesquelles un choix s'avère difficile. L'analyse des caractères communs au groupe et des caractères distincts permettra d'analyser et de discuter les points de vue.

1. — *Caractères communs aux Galagidés.*

Les Galagidés présentent une très grande quantité de caractères communs liés à leur appartenance aux LORISIFORMES, mais d'autres part, la persistance de caractères primitifs ou au contraire, le développement de spécialisations en font un groupe bien circonscrit et les oppose aux Lorisidés. Ce sont surtout ces caractères, considérés comme propres à un genre unique *Galago* par de nombreux auteurs, qui seront envisagés ici, en commençant par les plus importants. Certains points d'anatomie seront développés pour permettre d'apprécier ultérieurement le degré de convergence ou de parallélisme des Galagidés et de certaines familles de LÉMURIFORMES.

Source : MNHN, Paris

Les membres.

— C'est l'extrême allongement des membres postérieurs qui constitue le phénomène le plus apparent chez les Galagidés : l'indice intermembral est en effet très petit, les deux segments, cuisse et jambe, s'étant tous deux allongés, comme le montre l'indice crural, voisin de celui des Lorisidés (tab. 14).

TABLEAU 14. — Galagidés — Indices des membres.
(d'après NAPIER et NAPIER, 1967 et HALL-CRAGGS, 1965).

	indice intermembral $II = 100 \frac{\text{membre ant}}{\text{membre post}}$	indice crural $IC = 100 \frac{\text{Tibia}}{\text{Fémur}}$	indice proxitarsal $IP = 100 \frac{\text{proxitarse}}{\text{Fémur + Tibia}}$
(Lorisidés)	88 à 92	85 à 92	*Perodicticus* = 7
Galago	62	94	18 à 20
Euoticus	63	—	15
Galagoides	65	—	24
(*Tarsius*)	55	100	19

— En fait, c'est surtout le pied qui s'accroît par l'allongement de deux os proximaux du tarse, le calcaneum et le scaphoïde, qui prennent l'aspect de minces baguettes. Cette élongation, déjà perceptible chez les LÉMURIFORMES, est portée à son maximum chez les *Tarsius* (tab. 14 et fig. 22). Cet allongement du segment proximal du tarse correspond à la « tarsifulcrumation » définie par MORTON (1924), qui se rencontre chez les arboricoles-sauteurs et s'oppose à la « métatarsifulcrumation » des plantigrades sauteurs (Kangourou, Gerboise) où ce sont les métatarsiens qui sont allongés.

— La rotation du poignet et de la cheville est beaucoup plus limitée que chez les Lorisidés.

— L'index, bien développé, porte une griffe au pied comme chez tous les Lémuriens actuels. Le pouce présente, par rapport aux autres doigts, une divergence beaucoup moindre que chez les autres Lorisiformes.

— Les coussinets palmaires et plantaires sont parmi les plus primitifs des Lémuriens : les quatre coussinets interdigitaux, le thénar et l'hypothénar sont bien individualisés, disposés en un cercle de mammelons saillants qui n'ont aucune tendance à se souder. Tout au plus, on constate chez certaines formes, un allongement longitudinal des coussinets, qui favorise la préhension des troncs et des branches verticales (fig. 32).

— Les artères suivant les os longs des membres sont normales sans *rete mirabile*.

Dans l'ensemble, la structure des membres est largement plésiomorphe mais les Galagidés montrent une synapomorphie très marquée au niveau de la partie proximale du tarse, très allongée.

Le crâne.

Le crâne, indépendamment des variations mises en évidence par l'analyse factorielle, présente une forme globuleuse, élargie, moins aplatie dorso-ventralement, et porte souvent une forte crête nuchale. La mastoïde, plus renflée, s'étend cependant moins latéralement.

Le *septum* interorbitaire est plus large que chez les Lorisidés aux grands yeux. Les ouvertures des orbites sont dirigées plus latéralement (angle des plans orbitaires : APO 115°) et apparemment moins vers le haut (angle palato-orbitaire : AOP = 60°) que chez les Loridisés.

Source : MNHN, Paris

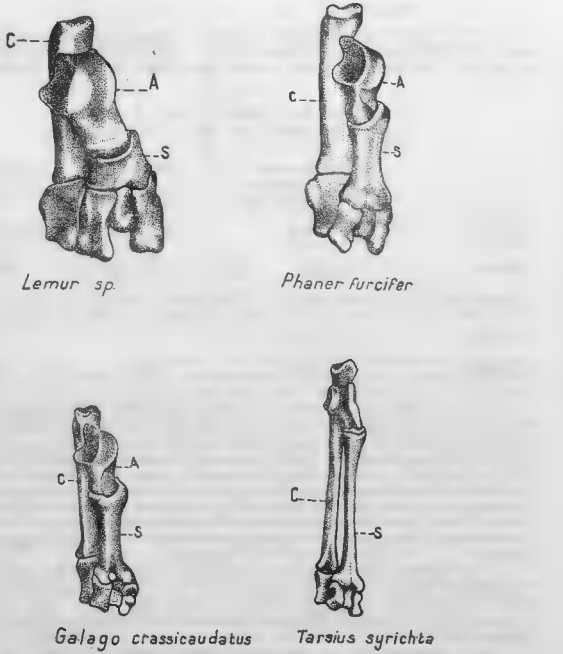


FIG. 22. — LÉMURIENS — os du tarse.
C : calcaneum — A : astragale — S : scaphoïde

L'oreille externe.

L'oreille externe des Galagidés atteint l'un des plus hauts degrés de développement et de différenciation parmi les Primates. La partie distale très allongée et très fine du pavillon peut se replier pour obturer l'oreille externe. Le *tragus* et surtout l'*antitragus* sont mieux développés que chez les Lorisidés, ce dernier constituant un petit clapet dominant le conduit auditif. La dissemblance des oreilles chez les LORISIFORMES a été mise en relation, par le GROS CLARK (1959), avec le rythme d'activité

Source : MNHN, Paris

caractéristique des deux familles : les Lorisidés aux mouvements lents ont de petites oreilles : les Galagidés vifs et dépensant beaucoup d'énergie se résolvant en chaleur, ont de grandes oreilles qui auraient un rôle thermorégulateur.

Les vibrisses.

Parmi les LORISIFORMES, les vibrisses sont beaucoup plus développées chez les Galagidés. Les vibrisses labiales supérieures et mentonnières sont bien représentées, de même que les géniennes. Mais les sous-orbitaires sont rarement présentes et les sous-mandibulaires et carpiennes toujours absentes

Les glandes de marquage.

Les glandes brachiales des Loridisés n'existent pas en zones circonscrites chez les Galagidés, et les concentrations glandulaires sont peu différenciées dans les régions périgénitales et périanales. Les glandes sudoripares sont plus nombreuses au niveau des paumes des mains et des plantes des pieds. Cependant, il existerait chez une forme de *Galago*, des glandes sous-claviculaires dont la structure rappelle beaucoup les glandes anté-brachiales de *Hapalemur* (Lémuridés).

Les génitalia.

Les organes génitaux externes mâles sont construits sur le même plan chez les LORISIFORMES ; le pénis est plus long et pendant, et le gland, allongé, soutenu par un *baculum* plus long et plus étroit que chez les Lorisidés, porte de nombreuses épines cornées. Le *scrotum* présente une région postérieure différenciée qui rappelle, en moins développée, l'aire de friction des *Arctocebus* et des *Perodicticus*.

Chez la femelle, le clitoris est allongé et ressemble à un pénis. L'orifice urétral est subterminal ventral tandis que l'orifice vaginal, situé à la base du clitoris, est constitué d'une fente longitudinale bordée par deux lèvres.

Les mamelles seraient au nombre de trois paires, deux pectorales et une inguinale.

Les dents.

La formule dentaire, commune aux LORISIFORMES, est primitive :

$$I\frac{2}{2},\ C\frac{1}{1},\ P\frac{3}{3},\ M\frac{3}{3}$$

mais la mandibule porte le « peigne » caractéristique des Lémuriens.

Les dents des Galagidés se distinguent de celles des Lorisidés par de nombreux caractères :

— les incisives I^1 et I^2 sont petites et égales ;

— des trois prémolaires P^2, P^3 et P^4, la deuxième est généralement la plus petite : P^2 est plus ou moins caniniforme, P^3 tricuspide et P^4 fortement molariforme et à peine de plus petite taille que M^1. Ce dernier caractère, qui se retrouve sur la mandibule, est typique des Galagidés (fig. 31). Au trigone bien développé s'ajoute une forte cuspide postéro-linguale, l'hypocone.

Les deux premières molaires supérieures ressemblent à celles des Lorisidés avec leur trigone auquel s'adjoint un fort hypocone porté par un *cingulum*. L'hypocone et le métacone constituent vers l'arrière deux excroissances séparées par une profonde échancrure caractéristique. Cette dernière n'existe pas sur M^3 de plus petite taille, le *cingulum* ne portant qu'un très petit hypocone.

Sur la mandibule, la première, ainsi qu'à un titre moindre, la deuxième prémolaire, P^2 et P^3, sont caniniformes et légèrement proclives. P^4 est très différente de celle des Lorisidés car elle porte un talonide aussi développé que les molaires, avec un entoconide et un hypoconide bien marqués.

Les molaires inférieures ressemblent à celles des Lorisidés et possèdent quatre cuspides (sur M^3 à peine plus petite, s'adjoint un hypoconulide qui constitue une cinquième cuspide postérieure), le trigone antérieur ayant perdu son paraconide. Cependant le protoconide et le métaconide sont reliés par une crête élevée qui domine les cuspides du talonide.

Source : MNHN, Paris

Le cerveau.

La morphologie du cerveau des Galagidés est très primitive et celui de *Galago crassicaudatus garnetti*, l'une des plus petites des sous-espèces, a longtemps été considéré comme le plus simple connu chez les Primates.

L'indice d'encéphalisation est en moyenne légèrement inférieur à celui des Lorisidés (tab. 15).

Tableau 15 : Galagidés — Indice d'encéphalisation (d'après Bauchot et Stephan, 1966).

	Poids encéphalique	Indice d'encéphalisation
Lorisidés	6,6 à 14 g.	383 à 515
G. crassicaudatus	10,3	341
G. senegalensis	4,8	413
G. demidovii	3,4	492

Les hémisphères cérébraux sont pratiquement lisses et les bulbes olfactifs très globuleux. La scissure rhinale est mieux marquée que chez les Lorisidés et délimite nettement le lobe piriforme, siège de la sensibilité olfactive. En plus du complexe sylvien court, seuls sont bien visibles un bref sillon latéral et un sillon orbitaire. Le coronal n'est pas constant et le sillon parallèle *(post-sylvia)* est toujours absent (fig. 23).

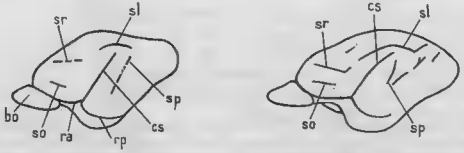


Fig. 23. — Galagidés — Encéphale

bo : bulbe olfactif, cs : complexe sylvien, ra : rhinale antérieure, rp : rhinale postérieure, sl : sillon latéral (intrapariétal) so : sillon orbitaire, sp : sillon parallèle (*post-sylvia*), sr : *sulcus rectus* (coronal).

(d'après Elliot-Smith, 1902)

Il est intéressant de signaler que chez *G. c. crassicaudatus*, de plus grande taille, le cerveau conserve la même forme générale, mais on y trouve des sillons répartis de la même façon que chez *Lemur* (Elliot-Smith, 1902).

Le *neopallium* est relativement réduit et se situe par rapport au volume global du cerveau, au niveau des Cheirogaleidés, *Lepilemur* et *Lichanotus* (Stephan, Bauchot et Andy, 1970).

Le lobe occipital, siège de la sensibilité visuelle, est très saillant en arrière, mais laisse cependant largement à découvert le cervelet bien développé qui a conservé une structure primitive.

Source : MNHN, Paris

Mode de vie.

Les structures sociales sont peu élaborées chez les Galagidés, mais il n'est pas rare de les rencontrer par deux ou par petits groupes, ce qui est exceptionnel chez les Lorisidés.

Conclusion.

La plupart de ces caractères communs sont plésiomorphes vis-à-vis des Lorisidés et comme nous le verrons, des Lémuriens. Cependant l'adaptation au saut des membres postérieurs constitue une spécialisation originale propre au groupe et la molarisation des dents jugales est beaucoup plus poussée que chez les Loridisés.

2. — *Caractères distincts des Galagidés.*

2-1. *Taxonomie des Galagidés.*

De nombreux auteurs (Fiedler, 1956 — Buettner-Janusch, 1963 — Napier et Napier, 1967 — Walker, 1970) ne reconnaissent parmi les Galagidés que le genre unique *Galago* comprenant cinq espèces, en se basant essentiellement sur les caractères communs qui sont surtout plésiomorphes.

Cependant Schwarz (1931) et Simpson (1967) admettent deux genres, *Galago* et *Euoticus*, tandis que Hill (1953) en distingue trois en séparant les *Galagoides* (tab. 16).

C'est l'importance relative accordée aux caractères distincts apomorphes qui entraine ces disparités.

La revue des cinq groupes de Galagidés doit permettre, par l'étude des spécialisations, de dégager les relations phylogénétiques qui les unissent.

2-2. *Les résultats de l'analyse factorielle.*

Schématiquement, les cinq groupes de Galagidés sont disposés suivant un axe jalonné par *Galago crassicaudatus*, *Galago alleni* et *Galago senegalensis*, tandis que les deux derniers groupes, *Euoticus* et *Galagoides* sont latéraux et disposés dans deux directions différentes, au niveau de *G. senegalensis*. La répartition spaciale peut être résumée par la figure 24 où, aux axes factoriels, ont été superposés

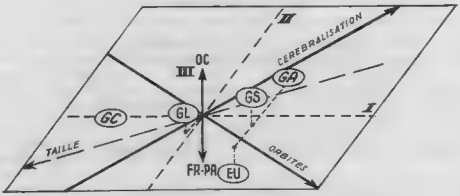


Fig. 24. — Galagidés — Analyse factorielle — Stéréogramme simplifié

axes factoriels : I II et III.

axes d'évolution :

Orbites : *dimensions des orbites.*

Cérébralisation : *réduction de la face et sphérisation du neurocrâne.*

FR-PA : *allongement de la voûte fronto-pariétale.*

OC : *augmentation de l'écaille occipitale.*

GC : *Galago crassicaudatus*, GL : *Galago alleni*, GS : *Galago senegalensis*, GA *Galago demidovii*, EU : *Euoticus.*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 16 — Galagidés — Classification.

Galagidés ANTHONY et VALLOIS, 1926			
Genres	sous-genres	espèces	sous-espèces
		crassicaudatus (GC) GEOFFROY, 1812	
Galago GEOFFROY, 1796		*alleni* (GL) (WATERHOUSE), 1837	
		senegalensis (GS) GEOFFROY, 1796	
		inustus (2 EU) (SCHWARZ), 1930	
Euoticus GRAY, 1863		*elegantulus* (1 EU) (LE CONTE), 1857	
Galagoides SMITH, 1883		*demidovii* (GA) (FISHER), 1808	

d'après HILL (1953)

Galagidés MIVART, 1864			
	Galago GEOFFROY, 1796	*crassicaudatus* GEOFFROY, 1812	
		alleni (WATERHOUSE), 1837	
Galago GEOFFROY, 1796		*senegalensis* GEOFFROY, 1796	*inustus* SCHWARZ 1930
	Euoticus (GRAY), 1863	*elegantulus* (LE CONTE), 1857	
	Galagoides (SMITH), 1833	*demidovii* (FISHER), 1806	

d'après NAPIER et NAPIER (1957)

Source : MNHN, Paris

des axes symbolisant les tendances évolutives principales : augmentation de la dimension des orbites, réduction de la face et sphérisation du neurocrâne, allongement de la voûte fronto-pariétale, augmentation de la voûte occipitale.

Cette disposition particulière qui correspond approximativement à un classement par ordre de grandeur suivant l'axe factoriel I, pose le problème de l'influence de la taille et celui de la croissance allométrique.

La forme ancestrale des Galagidés était très probablement un petit Lémurien dont les dimensions ne devaient pas dépasser celles des *Galagoides*, l'un des Primates les plus petits actuellement connus. Les trois formes classiques de *Galago* issues de cette souche commune ne se sont-elles différenciées que par une croissance allométrique des diverses parties du crâne ? Dans ce cas, *Galago senegalensis* serait la forme la plus voisine de l'archétype dont une succession de mutations aurait favorisé l'accroissement de la taille pour donner naissance à deux nouvelles espèces, *Galago alleni* puis *Galago crassicaudatus* tandis que des mutations adaptives déterminaient deux autres lignées aboutissant à *Galagoides* et *Euoticus*.

Un autre point de vue consiste à admettre que les formes ancestrales étaient caractérisées par un museau allongé, un neurocrâne réduit et des orbites de dimensions relativement petites. *Galago crassicaudatus* serait alors le type plésiomorphe par accroissement de la taille, *Galago alleni* et *Galago senegalensis* constituant l'aboutissement de deux lignées où l'accroissement de la taille aurait été plus faible mais l'évolution marquée par la réduction de la face, l'augmentation des orbites.

Le choix est très difficile car les renseignements fournis par les fossiles ne sont pas, comme nous le verrons, déterminants. Seule l'étude des degrés de plésiomorphie et d'apomorphie des caractères non directement liés à la taille permettra d'esquisser une réponse.

2-3. *Les Galagos typiques.*

Le tableau 13 fait apparaître pour les *Galago* classiques la prédominance de caractères primitifs : ongles plats, prémaxillaires courts, orbites non exagérément développées, incisives supérieures subégales, P^2 non caniniforme. Mais c'est dans ce groupe que se rencontrent les formes de plus grande taille (*Galago crassicaudatus*).

Par contre, la molarisation des prémolaires est plus avancée que chez les autres Galagidés : P^3 porte un protocone et P^4 atteint presque la taille de M^1.

Mais nos analyses ont montré la grande variété morphologique des crânes des *Galago* qui couvrent un éventail presqu'aussi large que les quatre genres de Lorisidés.

2-3-1. *Galago crassicaudatus* Geoffroy, 1812.

Le plus grand des *Galago*, fortement isolé par l'analyse factorielle et la classification automatique, est caractérisé craniologiquement par la présence de deux fortes crêtes temporales parallèles réunies chez l'adulte en une crête sagittale.

Le museau est plus allongé et les arcades post-orbitaires et zygomatiques sont plus robustement construites, les orbites étant relativement petites. La boîte crânienne est beaucoup plus allongée et les pariétaux ont une faible extension par suite de la position très postérieure de la suture coronale dans le plan sagittal. Tous ces caractères peuvent être considérés comme primitifs et plésiomorphes pour les Galagidés et même les LORISIFORMES s'ils sont primaires, mais ils peuvent résulter d'une croissance allométrique.

Les soles plantaires sont, par certains aspects, très primitives : le thénar et l'hypothénar sont très réduits et la région proximale porte de nombreuses verrues non fusionnées.

Le caryotype de *G. crassicaudatus* (Egozcue, 1970) est caractérisé par un grand nombre de chromosomes (2N = 62) dont 30 acrocentriques et 30 submédiocentriques ; le chromosome X est le plus grand acrocentrique et le chromosome Y un petit acrocentrique.

Cependant, au sein des *Galago*, *G. crassicaudatus* possède quelques caractères apomorphes.

Les coussinets interdigitaux des mains et des pieds sont étirés longitudinalement et on observe même à la main un début de fusion du premier coussinet (C1) et du thénar. Les phalanges portent du

Source : MNHN, Paris

côté interne deux coussinets digitaux longitudinaux, séparés par un sillon. Ainsi *Galago crassicaudatus*, le plus quadrupède des *Galago*, est l'espèce qui présente la meilleure adaptation pour s'agripper aux troncs verticaux, sans doute en liaison avec son poids plus élevé.

A l'extrémité du pénis, le gland cylindrique qui porte des épines cornées doubles et espacées, se termine par un bourrelet qui entoure l'extrémité arrondie du *baculum* et se prolonge obliquement du côté ventral.

L'*ansa coli* est très longue et présente souvent un début d'enroulement spiral qui rappelle celui de *Nycticebus*.

Montagna a mis en évidence, par l'analyse des glandes sudoripares, des singularités inattendues par rapport à *G. senegalensis*, dans la mesure où elles correspondent à une distinction taxonomique plus élevé que celle de l'espèce.

2-3-2. *Galago senegalensis* Geoffroy, 1796.

Le plus petit des *Galago* est craniologiquement caractérisé par une augmentation relative du diamètre des orbites, le raccourcissement des mâchoires et l'élargissement de la boîte crânienne. La première prémolaire P^2 est moins haute que chez *Galago crassicaudatus* mais les incisives, subégales, sont très petites et la dernière molaire M^3 est de dimensions très inférieures aux précédentes, M^1 et M^2.

Les doigts de la main sont relativement courts et portent, pour les quatre derniers, des ongles légèrement carénés qu'on retrouve aux doigts III, IV et V du pied. La sole palmaire est très primitive et les coussinets ne montrent aucune tendance à l'allongement ni à la fusion. Sur la plante des pieds, par contre, les coussinets proximaux, thénar et hypothénar, sont beaucoup plus développés que chez *Galago crassicaudatus* et les interdigitaux C1 et C2 sont allongés (fig. 32).

Le gland diffère beaucoup de celui de *Galago crassicaudatus* car il est simplement terminé par une extrémité arrondie et porte de nombreuses et fortes épines.

Du point de vue anatomique, les *Galago senegalensis* sont caractérisés par un *caecum* extrêmement long et boursoufflé et une *ansa coli* très développée mais non spiralée.

La formule chromosomique de *G. senegalensis* (Egozcue, 1970) diffère beaucoup de celle du plus grand des *Galago* : leur nombre est beaucoup plus faible ($2N = 38$) et comprend 6 petits acrocentriques seulement et 30 grands médiocentriques. Mais les hétérochromosomes rappellent ceux de *G. crassicaudatus* : le chromosome X est un grand submédiocentrique et le chromosome Y un petit acrocentrique.

Les deux composants de l'hémoglobine ont des vitesses de diffusion identiques chez *G. senegalensis* et *G. crassicaudatus*.

2-3-3. *Galago alleni* (Waterhouse), 1837.

Comme le montrent les diagrammes d'analyse factorielle, le crâne de *Galago alleni*, de taille moyenne pour un *Galago*, présente une morphologie intermédiaire entre *G. crassicaudatus* et *G. senegalensis*, pour le développement relatif des orbites, de la face et de l'arrière-crâne, en étant cependant beaucoup plus voisin de cette dernière espèce.

Cette forme, beaucoup moins commune que les espèces précédentes, a fait l'objet de très rares études. Notons que la non-troncature postérieure des nasaux, donnée par Hill (1953) comme caractère distinctif de *Galago alleni* n'est pas un facteur constant chez cette espèce et qu'il se rencontre chez *Galago senegalensis*. Les doigts sont très allongés. La première prémoláire P^2 est monocuspide et basse, non caniniforme. Le pénis ressemble à celui de *Galago crassicaudatus* avec des épines plus serrées. Le *scrotum* est nu et glandulaire. L'*ansa coli* est longue et le *caecum* non sacculé, comme chez *Galago crassicaudatus*.

Mais la principale originalité de cette espèce réside dans sa stricte localisation dans les forêts tropicales humides ou les forêts secondaires, tandis que les deux autres peuplent les formations boisées ouvertes et les savanes arborées.

Source : MNHN, Paris

2-3-4-. *Conclusion.*

Les *Galago* sont représentés par des espèces voisines dérivant d'un ancêtre commun. Beaucoup de caractères différentiels crâniologiques en particulier, peuvent s'expliquer par une croissance allométrique. Si on se réfère à *Perodicticus potto*, le plus grand des Lorisidés, on retrouve associés les mêmes développements relatifs de la face et des orbites et il semble que ce parallélisme ait pour interprétation la plus simple, une allométrie.

Quant aux caractères spécialisés (P^3 caniniformes, pénis, coussinets des paumes, glandes sudoripares, ... pour *Galago crassicaudatus* ; I^1 et I^2 réduites, ongles légèrement carénés, coussinets plantaires, caryotype, pour *Galago senegalensis*), ce ne seraient que des caractères apomorphes par rapport à l'ancêtre commun, acquis après la séparation des lignées. C'est pourquoi, *Galago senegalensis* nous semble phylogénétiquement plus proche de la forme ancestrale des *Galago* que les deux autres formes qui se sont essentiellement différenciées par augmentation de la taille.

2-4. *Euoticus* Gray, 1863.

Les *Euoticus* présentent des crânes voisins par la taille de ceux de *Galago senegalensis* dont ils se distinguent cependant par des orbites beaucoup plus grandes qui font apparaître le museau plus court, et une boîte crânienne plus globuleuse malgré un rétrécissement post-orbitaire marqué.

Mais l'originalité principale de ce groupe réside dans la présence d'ongles fortement carénés et pointus aux doigts II à V de la main et III à V du pied, les pouces étant pourvus d'ongles plats et l'orteil d'une griffe comme chez tous les Lémuriens actuels. Il faut rappeler ici que certaines formes de *Galago senegalensis (G. inustus)* présentent une tendance au renforcement axial des ongles, ce qui les avait fait classer par certains auteurs parmi les *Euoticus*.

On rencontre chez ce genre de nombreux autres caractères apomorphiques mais déjà ébauchés ou réalisés chez les *Galago senegalensis*.

— La réduction des incisives et la transformation de la première paire de prémolaires P^2 en une seconde paire de canines supérieures ; la deuxième paire P^3 ne présente aucune tendance à la molarisation, étant dépourvue de protocone ;

— L'élargissement, dans une main et un pied qui restent très primitifs, des coussinets qui sont bien individualisés et saillants et occupent presque toute la surface de la paume et de la plante ; la grande longueur du doigt II de la main, qui dépasse le doigt V dans un groupe où ce doigt est généralement le plus court, au point de disparaître chez certains Lorisidés, est remarquable.

— La présence d'une queue non préhensile extrêmement longue qui atteint presque deux fois la longueur du corps ;

— La différenciation glandulaire de la région postérieure du *scrotum* ; le pénis qui, rappelle celui de *Galago alleni* se termine par trois lobes pétaliformes ;

— La présence d'un *caecum* très long et boursouflé, d'une *ansa coli* sacculée qui présente un début de spiralisation ;

— Le biotope circonscrit aux grands arbres de la forêt tropicale.

Pris individuellement, ces caractères font presque tous partie intégrante des potentialités du genre *Galago*. Cependant, leur réunion et leur plus grand achèvement, plus marqué chez *Euoticus elegantulus*, incitent à conserver le genre *Euoticus*, au moins provisoirement, jusqu'à ce que des études complémentaires (encéphale, sérologie, hémoglobine, caryotypes... aient été réalisées.

Il est probable que *Euoticus* constitue un genre apomorphe de *Galago senegalensis* et présente avec la lignée menant à ce dernier, un ancêtre commun dont la position n'est pas clairement déterminée. La moindre élongation du tarse des *Euoticus* doit placer cet ancêtre loin dans le temps, avant la différenciation des lignées de grande taille. Selon qu'on interprète la présence d'ongles carénés chez *Galago senegalensis* et *Euoticus* comme un parallélisme ou comme le résultat d'une filiation, cet ancêtre peut au contraire être plus ou moins rapproché de la forme actuelle de *Galago senegalensis*. L'évolution du tarse étant un trait fonfamental de l'histoire des Lorisiformes, nous pensons que *Euoticus* constitue un rameau précoce détaché du tronc ayant donné naissance aux diverses formes de *Galago*.

Source : MNHN, Paris

2-5. *Galagoides demidovii* (Fisher), 1806.

Le Galago de Demidoff, extrêmement variable, a fait l'objet de nombreuses tentatives d'isolement (Smith, Pocock) en un genre distinct des *Galago* sur des caractères morphologiques et anatomiques que d'autres auteurs (Mivart, Schwarz, Simpson) ont estimé insuffisants. Hill (1953) reprend cette distinction en se basant sur les premiers stades de l'embryogenèse.

La récapitulation de ces caractères nous permettra d'apprécier le degré d'originalité de cette forme qui a fait récemment l'objet d'une étude sur la reproduction et le comportement (Vincent, 1969).

1. — *Caractères de Galagidés.*

— les vibrisses sont bien développées et correspondent à la garniture la plus complète parmi les LORISIFORMES et leur répartition est celle qui se rapproche le plus de la disposition considérée comme primitive chez les Lémuriens : les labiales supérieures et les mentonnières sont nombreuses et longues, les génienne et sus-orbitaires présentes ; chez aucun LORISIFORME, il n'y a de vibrisses sous-mandibulaires ni carpiennes.

— le processus orbitaire du malaire, extrêmement grêle, constitue le rebord orbitaire inférieur mais, malgré les grandes dimensions des orbites, atteint le lacrymal qui présente lui même une relative grande extension.

— les soles palmaires et plantaires, à six coussinets arrondis, saillants et bien individualisés, munis de dermatoglyphes en tourbillons, sont considérés comme l'une des dispositions les plus simples rencontrées chez les Primates. Il faut cependant noter que les coussinets proximaux sont bien individualisés : la plante de pied de *Galagoides* est plus évoluée que celle de *Galago crassicaudatus* où, entre les petits thénar et hypothénar, sont dispersées de petites verrues cornées non fusionnées.

Ces divers caractères sont dans l'ensemble plésiomorphes pour les Galagidés et même l'ensemble des LORISIFORMES. On trouve cependant d'autres caractères qui se rencontrent à un stade souvent évolué chez les autres Galagidés :

— l'augmentation relative des orbites ;

— la réduction de la face ;

— le développement du neurocrâne par augmentation de la hauteur et de la largeur de la boîte crânienne ;

— la très forte pneumatisation de la mastoïde ;

— la réduction des incisives supérieures ;

— la forte molarisation de P^4 qui possède un hypocone ;

— l'élongation du tarse dont le développement relatif est le plus fort de tous les Galagidés ;

— la présence d'un *caecum* allongé et sacculé ;

— l'allongement de l'*ansa coli* qui amorce un début de spiralisation ;

— l'indice d'encéphalisation élevé : IE = 492.

Une partie de ces caractères peut s'interpréter comme liée à la petite taille des animaux. La prédominance du neurocrâne correspond cependant à un caractère apomorphique très marqué.

2. — *Caractères de Lorisidés.*

— l'épine sous-nasale est très allongée et rappelle celle de *Loris* ;

— les oreilles sont assez petites mais ce caractère peut être associé à la petite taille si le rôle thermorégulateur de cet organe constitue sa fonction essentielle ;

— le pouce est plus opposable que chez les autres Galagidés : l'angle de divergence entre le doigt IV et le pouce de la main est intermédiaire entre celui des Lorisidés (qui atteint 180° chez le Potto) et celui des *Galago* ;

— la musculature s'apparente beaucoup plus aux Lorisidés (*Perodicticus*) qu'aux *Galago*, pour le sterno-cleïdo-mastoïdien et la musculature des membres. Il en est de même pour certaines ramifications du système vasculaire au niveau de l'épaule. Enfin, les nerfs anastomosés au niveau des plexus

Source : MNHN, Paris

lombaires et sacrés correspondent à ceux de *Perodicticus* et *Loris*. Toutes ces ressemblances ont été mises en relief par NAYAK (1933) dans son travail consacré à l'étude comparée des Lorisidés et des Galagidés.

GOODMAN a souligné les affinités immunologiques avec *Nycticebus*.

3. — *Caractères originaux des Galagoides.*

HILL se base surtout sur les rapports entre l'œuf et la paroi utérine pour ériger *Galagoides* en un genre distinct.

Chez la très grande majorité des Lémuriens, la placentation est diffuse, de type épithéliochorial : la muqueuse utérine ne se résorbe pas au niveau du chorion et les échanges sanguins entre l'embryon et la mère sont limités par une barrière constituée par plusieurs épaisseurs de cellules. D'autre part, les villosités sont réparties sur toute la surface du chorion. Ces deux caractères se retrouvent chez les Ongulés. Les *Galagoides* sont décidués, et GÉRARD (1932) a montré que la placentation est de type endothéliochorial : au niveau des villosités choriales concentrées en une zone d'implantation qui couvre environ le quart du chorion, l'endomètre de l'utérus est partiellement érodé et son *épithélium* discontinu.

L'interprétation de la placentation des Lémuriens a fait l'objet de controverses. En effet, les Primates supérieurs et les Tarsiers possèdent une placentation considérée par tous les auteurs comme la plus évoluée puisque la plus efficace : dans le type hémochorial, le *syncytium* trophoblastique du placenta est directement en contact du sang maternel au niveau de cryptes utérines. Mais cette disposition se rencontre également chez la plupart des Insectivores et chez les Rongeurs, considérés comme des Mammifères très primitifs par de nombreux autres caractères.

C'est pourquoi la placentation épithéliochoriale typiquement représentée chez les Lémuriens a parfois été considérée comme une régression secondaire à partir d'un type hémochorial acquis dès les stades ancestraux insectivores. Il semble cependant plus logique d'interpréter, comme le résultat d'une convergence, l'acquisition, par des groupes phylogénétiquement éloignés, de la placentation hémochoriale, disposition hautement adaptative par son efficacité. Au stade Primate inférieur correspond alors la placentation la plus simple, de type épithéliochorial et le type endothéliochorial rencontré chez *Galagoides* constituerait une forme transitoire vers le type hémochorial qui n'aurait pas été réalisé chez les LORISIFORMES. C'est pourquoi, nous suivrons la plupart des primatologues en maintenant le Galago de Demidoff dans le genre *Galago*, d'autant plus que, selon J. C. HILL (1965), tous les Primates auraient un placenta bidiscoïdal et endothéliochorial.

Galago demidovii possède donc un ensemble de caractères à significations phylogénétiques très différentes. A côté de la persistance d'une petite taille, le trait le plus caractéristique de l'évolution de cette espèce est constitué par le développement relatif du neurocrâne. Nous n'avons aucun repère chronologique nous permettant de situer à quel moment s'est différenciée la lignée aboutissant aux *G. demidovii* à partir du tronc ayant donné naissance aux *Galago* classiques. Cependant la présence de caractères rencontrés chez les Lorisidés nous a fait préférer une origine ancienne.

4. — *Conclusion.*

Les rapports phylogénétiques que nous avons esquissés sont extrêmement flous et laissent place à une large part d'hypothèse, compte tenu de l'état insuffisant des études sur certaines formes rares. Cependant nous pensons que parmi les Galagidés, *G. senegalensis*, *G. alleni* et *G. crassicaudatus* constituent un ensemble évolutif caractérisé par une croissance allométrique plus ou moins forte. Les relations entre les deux grandes formes ne sont pas bien définies mais il nous semble probable qu'il s'agit du développement de deux lignées apomorphes parallèles à partir de la lignée plésiomorphe aboutissant à *G. senegalensis*. De la souche de cet ensemble de trois espèces de *Galago*, *G. demidovii*, spécialisé dans une autre direction, s'est différencié précocement tout en conservant une taille réduite. *Euoticus* se serait différencié plus tôt en acquérant un système visuel plus développé. Ces conceptions sont résumées dans le chronodendrogramme de la figure 25 basé sur les barycentres spécifiques du premier plan factoriel.

Source : MNHN, Paris

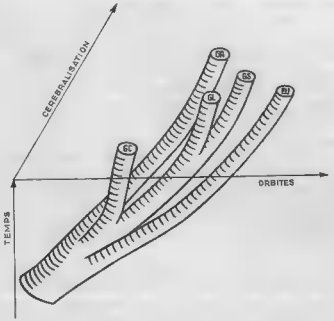


FIG. 25. — Galagidés — Chronodendrogramme d'après le plan I de l'analyse factorielle crâniologique
GC : *Galago crassicaudatus*, GL : *Galago alleni*, GS : *Galago senegalensis*, GA : *Galago demidovii*, EU : *Euoticus*.

C. — LES LORISIFORMES TATE REGAN, 1930, ACTUELS ET FOSSILES

Les principaux caractères distinctifs des Lorisiformes sont résumés dans le tableau 5 et l'étude des deux familles ou sous-familles habituellement distinguées, les Lorisidés et les Galagidés, a mis en évidence les dispositions caractéristiques de ces deux groupes, rassemblées dans le tableau 8. L'application des méthodes d'analyse factorielle des correspondances et de classification automatique va nous permettre d'établir les relations typologiques entre les deux familles, de mettre en évidence les principales tendances évolutives, tandis que l'interprétation phylogénétique des caractères fournira une idée de l'histoire des LORISIFORMES.

Les formes actuelles seront d'abord étudiées, puis les documents fossiles n'ayant pas fait l'objet d'une étude factorielle compléteront par leurs apports le schéma phylogénétique basé sur les représentants actuels.

C. 1 — LES LORISIFORMES ACTUELS

Les LORISIFORMES actuels sont groupés en deux familles, les Lorisidés représentés par quatre genres monospécifiques, *Arctocebus*, *Loris*, *Nycticebus*, *Perodicticus* et les Galigidés qui groupent deux genres, *Galago* qui comporte quatre espèces et *Euoticus* deux espèces.

a) — ANALYSES TYPOLOGIQUES.

Les analyses factorielles des correspondances et les classifications automatiques par la variance portent sur 179 observations et respectivement 8 variables orbito-visuelles, 15 variables du neurocrâne et l'ensemble des 33 variables.

Source : MNHN, Paris

a.1 — *Les 8 variables orbitaires.*

1. — *Analyse factorielle.*

1-1. *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	60,3	29,7	4,0	2,8	2,4
		84,0			

La représentation du nuage de points dans un espace à 3 dimensions est très bonne (84 %) mais elle est déjà remarquable dans le premier plan factoriel (80 %).

L'axe I est nettement moins prédominant que sur les diagrammes précédents à 33 variables.

1-2. *Les 8 points-variables.*

Rappelons qu'aux 6 variables en relation avec la région orbito-visuelle, ont été ajoutées la variable mesurant la hauteur de l'écaille occipitale (OLB) pour essayer de mettre en évidence la liaison entre le développement du lobe occipital et la vision, et la variable indiquant la longueur du crâne, basion-prosthion (BPR) pour avoir un repère concernant la forme générale du crâne.

Axe I.

Comme cela était prévisible d'après nos analyses précédentes, on trouve à deux pôles opposés, fortement excentrés :

— d'un côté les grandeurs liées au diamètre des orbites (HOR et LOR) très fortement corrélées et à un titre moindre le diamètre biorbitaire (LEO) ;

— du côté opposé les grandeurs liées à l'espace interorbitaire, au niveau du rebord orbitaire (LIO) et des trous optiques (LOP).

Les variables non directement liées aux orbites (OLB, BPR) et même la largeur bizygomatique (LBZ) se projettent non loin de l'origine.

Axe II.

Toutes les variables sont concentrées à l'exception des variables interorbitaires fortement disjointes : le demi-axe où se projette la variable la plus excentrée (LIO) correspond à des formes à espace interorbitaire large et trous optiques rapprochés : les cloisons interorbitaires sont divergentes, de même que les axes optiques. A l'inverse, du côté où se projette la variable « largeur bioptique » (LOP), la cloison interne des orbites est convergente vers l'avant et les yeux ont des axes optiques qui font entre eux un angle beaucoup plus faible, ce qui correspond à l'acquisition d'une vision binoculaire.

Axe III.

D'importance beaucoup moindre dans la distribution des LORISIFORMES, l'axe III met en évidence la variation de la hauteur de l'écaille occipitale (OLB) dans ce groupe.

Source : MNHN, Paris

1-3. *Les 179 points-observations.*

Après réduction à une échelle commune aux trois axes, chaque nuage élémentaire présente une forme subsphérique dans le premier espace factoriel à 3 dimensions.

Plan factoriel I (axes I et II).

Les genres sont nettement séparés à l'exception des petites formes de Galagidés. Il est remarquable que les deux nuages représentatifs des genres ou espèces des deux familles de LORISIFORMES apparaissent alignés suivant deux axes divergents qui s'écartent peu de l'axe I et qui matérialisent dans les deux familles une tendance à l'acquisition de grandes orbites chez les petites formes.

En réalité, chez les Galagidés, la dimension des orbites semble la résultante de deux tendances : la réduction relative par croissance allométrique du crâne au détriment des orbites (*Galago crassicaudatus* GC) et la croissance allométrique différentielle de celles-ci, indépendemment de la taille (*Euoticus* EU). Si ce raisonnement s'avère correct, du point de vue de la dimension des orbites, *Galago demidovii* (GA), la forme la plus petite, aux yeux non démesurés, se rapprocherait le plus du type ancestral.

Ces deux tendances se retrouvent dans la série des Lorisidés : du type primitif *Arctocebus* (AR), *Perodicticus* (PE) dériverait par croissance allométrique avec réduction relative des orbites tandis que dans une autre direction, *Nycticebus* (NY) et surtout *Loris* (LO) se différencieraient progressivement par des mutations entraînant un fort accroissement des orbites.

L'accroissement relatif des yeux ne se fait pas suivant le même mécanisme dans les deux familles séparées suivant l'axe II : pour les Lorisidés, cette croissance se fait avec réduction du *septum* interorbitaire au niveau des rebords interorbitaires : les yeux deviennent presque tangents en avant tandis que ce rapprochement affecte moins la distance séparant les trous optiques. L'accroissement relatif des orbites est accompagné d'une diminution de la divergence des axes optiques.

Chez les Galagidés, l'accroissement des yeux se fait avec une réduction moindre du *septum* interorbitaire dans sa région externe et les axes orbitaires restent plus écartés.

Plan factoriel II.

Par suite du parallélisme affectant, dans les deux familles, l'accroissement relatif des orbites matérialisé par l'axe I, les genres et espèces de Lorisidés et de Galagidés sont mêlés dans le plan factoriel II : le barycentre des nuages est très peu éloigné de l'axe I qui apparait un axe de symétrie pour la plupart des projections des divers nuages. La distribution sur l'axe III se faisant essentiellement par rapport à la hauteur de l'écaille occipitale (OLB), il semble que la variation de cette grandeur ne soit pas liée à la dimension des orbites et soit individuelle dans chaque groupe.

G. senegalensis (GS) et *G. alleni* (GL), en position symétrique par rapport à l'origine sur l'axe III, sont parmi les plus excentrés.

2. — *Classification automatique par la variance* (fig. 26).

Les niveaux supérieurs d'agrégation (0,50) sont très élevés, ce qui indique l'existence de dissemblances marquées entre les groupes. Parmi les cinq principaux ensembles formés, les Lorisidés en comprennent trois, avec les *Loris* nettement à part. Les *Arctocebus* et *Perodicticus* constituent deux sous-groupes distincts et voisins (niveau d'agrégation 0,02).

Parmi les Galagidés, on ne trouve que deux groupes qui sont très éloignés : les *G. crassicaudatus* se rattachent à un niveau très bas (0,10) aux *Perodicticus*, tandis que c'est à *Loris* que tous les autres Galagidés, moyens et petits, sont rattachés. Dans ce dernier groupe, les diverses espèces sont mêlées mais les agrégations se font à des niveaux très bas, inférieurs à 0,02.

La grande division des LORISIFORMES passe non pas entre les familles mais entre celles-ci. L'appartenance à l'un des deux types ainsi déterminés est liée à la taille des animaux puisqu'il est possible d'ordonner les éléments du dendrogramme suivant ce facteur. Il s'agit d'un véritable parallélisme puisque, dans chacun des deux groupes principaux, les familles sont respectées.

Source : MNHN, Paris

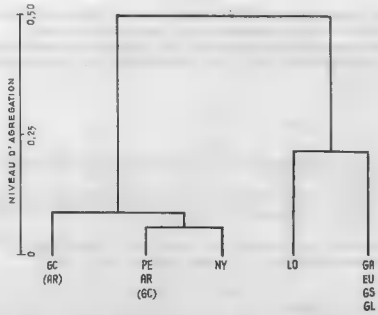


FIG. 26 — LORISIFORMES — Classification automatique — Dendrogramme simplifié — 8 variables visuelles.
GC : *Galago crassicaudatus*, GL : *Galago alleni*, GS : *Galago senegalensis*, GA : *Galagoides*, EU : *Euoticus*.
PE : *Perodicticus*, AR : *Arctocebus*, NY : *Nycticebus*, LO : *Loris*.

a-2 — *Les variables du neurocrâne.*

1. — *Analyse factorielle.*

1.1 — *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	42,0	16,0	13,4	6,2	4,7
		71,4			

La fidélité de la projection dans un espace à trois dimensions diminue (71,4 %) au détriment de l'influence du premier axe principal.

1.2 — *Les 15 points-variables.*

Axe I.

De nombreuses variables se projettent au voisinage de l'origine et les autres sont peu excentrées, ce qui traduit une faible variation.

Toutes les variables éloignées de l'origine suivant l'axe I le sont également suivant l'un des deux autres axes.

Le développement du neurocrâne se fait suivant deux modes opposés : l'augmentation de la région occipitale (OLB) ou de la région pariétale (BRL). Cependant, le faible développement de la hauteur de l'écaille occipitale, mesurée entre l'opisthion et le lambda (OLB), est également sous la dépen-

Source : MNHN, Paris

dance de la hauteur du *foramen magnum* (HFM), comme le montre la disposition diamétralement opposée des points représentatifs de ces deux grandeurs dans le premier plan factoriel.

L'allongement du neurocrâne (nasion-basion, NAB) va de pair avec un fort rétrécissement post-orbitaire, les points « nasion-basion » (NAB) et « largeur frontale minimale » se trouvant symétriquement situés par rapport à l'origine.

Axe II.

L'axe II disperse les points-variables qui se projettent non loin de l'origine sur l'axe I et deux pôles opposés se différencient :

— un pôle caractérisé par la sphérisation du crâne, l'élargissement au niveau des pariétaux (largeur bipariétale, LBP) et l'augmentation de la hauteur (hauteur du neurocrâne, HCA, basion-bregma, BBR) ;

— un pôle caractérisé par une base relativement large (largeur biovale, LOV, largeur bicondylienne, LBC, largeur post-glénoïdienne, LPG) pour un crâne étroit et bas.

Axe III.

On retrouve ici la forte opposition entre l'extension sagittale du pariétal (BRL) et de l'occipital (OLB), alignés symétriquement de part et d'autre de l'origine dans le plan II, mais la « hauteur du *foramen magnum* » (HFM) se projette du même côté que la « hauteur de l'occipital » (OLB), ce qui montre que ces deux grandeurs peuvent croître simultanément.

Les deux variables « largeur frontale minimum » (LFR), et longueur pariétale « bregma-lambda », toutes deux fortement excentrées du côté opposé au pôle occipital suivant l'axe I, sont dissociées suivant l'axe III : chez les formes à occipital réduit, une forte constriction post-orbitaire est associée à une grande extension longitudinale des pariétaux.

1.3 — *Les 179 points-observations* (fig. 27).

Les points sont bien répartis dans le premier espace factoriel à trois dimensions et les nuages représentant les différentes espèces sont bien individualisés, souvent tangents entre eux et rarement imbriqués.

Les Galagidés et les Lorisidés sont séparés en deux ensembles complètement distincts.

Le plan factoriel I (Axes I et II) fig. 27.

Lorisidés et Galagidés sont sensiblement alignés suivant deux droites divergentes. Les espèces sont classées, sur chacune des lignées, par ordre de taille suivant l'axe I, les petites formes des deux familles étant les plus éloignées.

Les Galagidés.

Les Galagidés sont situés dans la zone du plan caractérisé par une faible constriction post-orbitaire (LFR), un grand *foramen magnum* (LFM-HFM) et surtout une forte réduction de la longueur du neurocrâne (NAB) et la hauteur de l'occipital (OLB).

L'axe passe par les barycentres des aires représentant *Galago crassicaudatus* (GC) d'une part, *Galago alleni* (GL) et *Galago senegalensis* (GS) très voisins d'autre part. Cette direction correspond au passage de formes à boîte crânienne aplatie et étroite à des formes où le neurocrâne est plus court, la constriction post-orbitaire beaucoup moins marquée et la voûte caractérisée par l'extension des pariétaux. *Galago demidovii* (GA) et *Euoticus* (EU) s'écartent de cet axe dans deux directions opposées : le premier vers les variables indiquant une diminution de la constriction post-orbitaire (LFR) et une

Source : MNHN, Paris

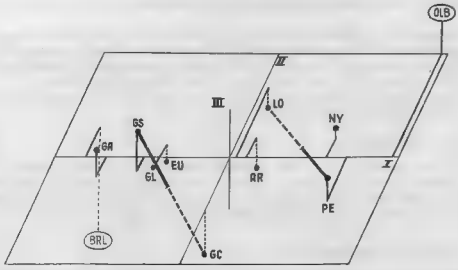


FIG. 27. — LORISIFORMES — Analyse factorielle — Diagramme simplifié — 15 variables du neurocrâne. GC : *Galago crassicaudatus*, GL : *Galago alleni*, GS : *Galago senegalensis*, GA : *Galagoides*, EU : *Euoticus*. PE : *Perodicticus*, AR : *Arctocebus*, NY : *Nycticebus*, LO : *Loris*. OLB : *opisthion lambda*, BRL : *bregma lambda*.

augmentation de la hauteur du *foramen magnum* (HFM), tandis que le second, tout en s'éloignant des variables précédentes, se rapproche des variables marquant la sphérisation du neurocrâne (LBP et HCA).

Les Lorisidés.

Les Lorisidés sont situés dans la zone la plus voisine de la variable « opisthion-lambda » (OLB) et du côté opposé à « bregma-lambda » (BRL), tout en étant centrés sur les variables liées à la sphérisation du neurocrâne (LBP, HCA, BBR) : en général, les crânes des Lorisidés sont globuleux, comprimés latéralement en avant, avec un occipital étendu par suite de la réduction des pariétaux et de la diminution de la hauteur du trou occipital.

L'axe correspondant à *Perodicticus-Loris* est polarisé par les deux tendances suivantes : l'allongement du neurocrâne et l'élargissement de la base (LBC, LPG, LOV) dont les points représentatifs encadrent l'aire qui circonscrit les *Perodicticus* (PE).

Au pôle opposé, les *Loris* (LO) situés dans une zone dépourvue de points variables, se définissent surtout par l'éloignement des deux points-variables précédents, diamétralement opposés : la boîte crânienne se raccourcit tandis que la base se rétrécit, ce qui fait apparaître l'ensemble plus globuleux.

En position intermédiaire, *Arctocebus* (AR) et *Nycticebus* (NY) s'écartent tous deux de l'axe précédemment défini, dans deux directions opposées, principalement sous l'influence de deux facteurs, la longueur totale du neurocrâne (NAO) et la hauteur occipitale (OLB). Chez *Arctocebus*, la boîte céphalique est allongée et l'occipital bas, tandis que chez *Nycticebus*, la longueur totale est plus courte et l'écaille occipitale augmente de hauteur.

Le plan factoriel II (Axes I et III).

Les aires représentant les diverses espèces sont largement chevauchantes et disposées suivant deux droites qui correspondent à l'alignement des nuages dans l'espace multivariable. Ces deux droites se coupent orthogonalement mais en réalité, dans le premier espace principal, elles ne sont pas sécantes et sont disposées dans deux directions différentes dans le premier espace factoriel (fig. 27).

La distribution des Galagidés est polarisée par les variables « largeur frontale minimale » (LFR) et « hauteur du *foramen magnum* » (HFM) qui ont des valeurs d'autant plus grandes que les espèces sont petites, de *Galago crassicaudatus* (GC) à *Galago demidovii* (GA).

Source : MNHN, Paris

La répartition des Lorisidés est marquée par l'antagonisme de deux groupes de variables qui sont :

— d'une part, pour *Arctocebus* (AR) et *Loris* (LO), les variables « basion-bregma » (BBR) et « nasion-opisthocranion » (NAO) qui témoignent d'un neurocrâne allongé ; la séparation entre *Loris* et *Arctocebus* dans le premier plan factoriel se fait d'après le développement relatif de la hauteur et de la largeur du neurocrâne (HCA-LBA) par rapport à celui de sa longueur (NAB).

— d'autre part, pour *Nycticebus* (NY) et *Perodicticus* (PE), très voisins dans le plan II, la variable mesurant la hauteur de l'écaille occipitale (OLB).

1.4 — *Conclusion.*

Dans l'espace multivariable et dans le premier espace factoriel à trois dimensions qui en est la meilleure représentation dans un espace accessible, les Galagidés et Lorisidés sont beaucoup plus éloignés qu'ils ne le paraissent suivant leurs projections sur les deux premiers plans factoriels et disposés approximativement suivant deux axes d'orientations très différentes.

2. — *Classification automatique* (fig. 28).

Les deux familles sont nettement séparées à un niveau d'agrégation élevé (0,4). Les espèces parmi les Galagidés et les genres, parmi les Lorisidés, sont généralement bien isolés mais avec des contaminations d'un groupe à l'autre. Ceci est à mettre en liaison avec l'analyse factorielle qui met en évidence des nuages à barycentres bien séparés mais cependant coalescents par suite des grandes variations affectant chaque groupe naturel. Cette variation est telle que tous les groupes séparés par la classification contiennent, en plus d'une majorité de formes homogènes, quelques individus séparés de leur groupe principal.

Parmi les Galagidés, les *G. crassicaudatus* sont regroupés à un niveau assez bas avec les petits *Galago* et ce sont les *Euoticus* et une partie des *G. demidovii* qui sont les plus hétérogènes, tout en étant eux aussi rattachés à un niveau bas aux autres Galagidés.

La disjonction des *G. demidovii* en deux groupes d'égale importance (17 rattachés à *Euoticus* et 18 aux *Galago*) n'est en liaison ni avec la variété (*G. d. phasma*, 4GA, est également représenté dans les deux groupes), ni avec le sexe, compte tenu du petit nombre de représentants pour lequel celui-ci est connu (1e groupe : 7 mâles, 5 femelles ; 2e : 4 mâles, 2 femelles).

Chez les Lorisidés, un groupe mixte rassemble, intimement mêlés, partie des *Nycticebus* (NY), les *Arctocebus* (AR) et partie des *Perodicticus* (PE). Comme dans la plupart des classifications précédentes, les *Loris* (LO), bien groupés, sont rattachés aux autres Lorisidés à un niveau très élevé.

a-3 — *Les 33 variables.*

Les analyses factorielles et les classifications basées sur un nombre restreint de variables liées à des régions déterminées font presque toujours apparaître une dualité entre les deux familles de LORISIFORMES. Le regroupement de ces diverses variables va permettre d'apprécier leurs interactions dans la structure générale du crâne.

1 — *Analyse factorielle.*

1.1. — *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	43,2	19,9	10,3	5,8	3,8
		74,4			

Source : MNHN, Paris

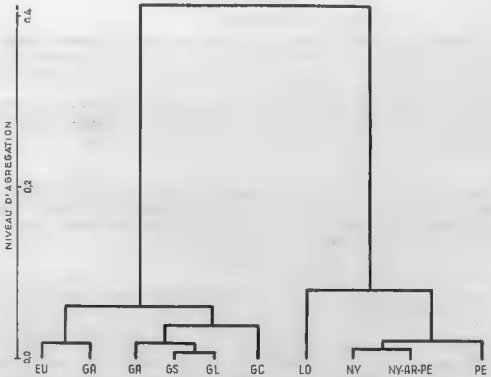


FIG. 28. — LORISIFORMES — Classification automatique par la variance — Dendrogramme simplifié — 15 variables du neurocrâne.
GC : *Galago crassicaudatus*, GL : *Galago alleni*, GS : *Galago senegalensis*, GA : *Galagoides*, EU : *Euoticus*. PE : *Perodicticus*, R : *Arctocebus*, NY : *Nycticebus*, LO : *Loris*.

La faible prééminence du premier axe indique que les axes I des analyses factorielles basées sur les variables des orbites et du neurocrâne ne concordent pas, c'est à dire que les spécialisations n'affectent pas nécessairement les mêmes espèces pour les diverses régions considérées.

1.2. — *Les 33 points-variables.*

Les variables orbitaires.

Ces variables sont déterminantes dans la définition de la forme du crâne des LORISIFORMES Elles sont très excentrées et leur position par rapport aux trois axes factoriels n'est partiquement pas modifiée par l'apport des variables faciales et du neurocrâne.

Les variables faciales.

— Elles sont décentrées sur l'axe I, du côté opposé au pôle orbitaire, tout en ne s'écartant guère de l'origine.

— Elles ont peu d'importance sur l'axe II car elles se projettent au voisinage immédiat de l'origine, de part et d'autre de celle-ci, comme la plupart des autres points-variables.

— C'est seulement sur le troisième axe que les variables faciales montrent la plus grande dispersion : les six principales variables faciales se projettent sur un demi-axe où elles s'opposent aux variables du neurocrâne aux projections situées sur la deuxième partie de l'axe III.

Source : MNHN, Paris

Les variables du neurocrâne.

Dans le premier plan factoriel (axes I et II), la distribution est sensiblement la même que celle obtenue par analyse factorielle avec 15 variables du neurocrâne, après une symétrie par rapport à l'axe II (les « axes » factoriels ne sont pas orientés). Le « pôle pariétal » coïncide approximativement avec le « pôle orbitaire ».

Vis-à-vis du troisième axe, la disposition relative des points reste la même mais chacun d'eux se trouve décalé par rapport au nouveau barycentre général. Ils constituent ainsi un pôle qui s'oppose au « pôle facial ».

Conclusion.

Les rapports relatifs des variables d'une même région (orbitaire ou neurocrâne) se trouvent conservés mais, tandis que les variables orbitaires conservent leur répartition par rapport au barycentre, les variables du neurocrâne sont décalées et équilibrent l'influence des variables de la face, elles-mêmes décentrées dans la direction opposée sur l'axe III.

1.3. — *Les 179 points-observations.*

Les analyses factorielles basées sur 8 variables orbitaires et sur 15 variables du neurocrâne ont mis en évidence l'alignement des points-observations de chacune des deux familles de LORISIFORMES dans le premier espace factoriel et par conséquent dans l'espace à 33 dimensions.

Le rapprochement des diagrammes d'analyse factorielle montre combien les résultats sont semblables pour des analyses basées sur les deux régions crâniennes considérées, et explique les résultats de l'analyse globale qui présente une disposition intermédiaire entre les deux précédentes (fig. 29).

Les deux alignements caractéristiques des deux familles sont bien mis en évidence et les deux axes ainsi définis correspondent aux deux premiers axes factoriels des analyses factorielles réalisées pour chacune des deux familles (Lorisidés — 33 variables) — (Galagidés — 33 variables).

Rappelons les principales tendances qui se manifestent dans les deux familles.

Galagidés

Galago crassicaudatus (GC).

Sur l'axe des Galagidés, *G. crassicaudatus* occupe l'une des extrémités. Ce pôle est caractérisé, d'après les positions relatives du nuage des points-observations et des points-variables, par :

— des orbites écartées et relativement petites pour le groupe (LIO et LOP, HOR et LOR).

— un massif facial très développé par rapport au neurocrâne (NAP, PAL, ARD).

— un neurocrâne allongé bas et étroit (NAO, HCA, PAL), à pariétaux et occipitaux peu étendus sagittalement (BRL, OLB) et à très forte constriction post-orbitaire.

Galago senagalensis.

Situé à l'extrémité opposé de l'axe des Galagidés, *G. senegalensis* marque une tendance générale à :

— l'augmentation du diamètre des orbites qui sont plus rapprochées (HOR et LOR, LIO et LOP) ;

— la réduction du massif facial par rapport au neurocrâne en longueur (ARD, PAL, NAP) et surtout en largeur (LM2) ;

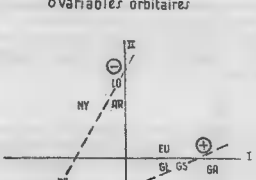
— l'augmentation relative du neurocrâne en largeur (LBP), hauteur (HCA), longueur (NAO) ; les pariétaux (BRL) s'allongent et la constriction post-orbitaire (LFR) diminue.

Galago alleni (GL).

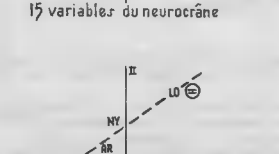
Forme intermédiaire entre les deux précédentes mais plus voisine de *G. senegalensis*, elle possède cependant des pariétaux moins allongés.

Source : MNHN, Paris

8 variables orbitaires



15 variables du neurocrâne



33 variables

FIG. 29. — LORISIFORMES — Analyses factorielles des correspondances — Diagrammes simplifiés à même échelle pour les 2 axes (— = + marquent l'altitude suivant l'axe III des barycentres des nuages représentant les genres).
AR : *Arctocebus*, LO : *Loris*, NY : *Nycticebus*, PE : *Perodicticus*, GC : *Galago crassicaudatus*, GL : *Galago alleni*, GS : *Galago senegalensis*, GA : *Galagoides*, EU : *Euoticus*.

Galago demidovii (GA).

Forme voisine de *G. senegalensis*, *G. demidovii* s'en éloigne par un allongement des pariétaux (BRL), la diminution de la constriction post-orbitaire (LFR), et l'augmentation de la hauteur du *foramen magnum* (HFM).

Source : MNHN, Paris

Euoticus (EU).

Ce genre, également voisin de *G. senegalensis*, s'en différencie par l'augmentation du diamètre des orbites (HOR, LOR et LEO) et s'étend dans une direction opposée à celle de *G. demidovii* par suite de :

— l'allongement de la voûte frontale (NCL) et la réduction de la voûte pariétale (BRL) au profit de l'écaille occipitale (OLB) ;

— l'augmentation de la constriction post-orbitaire (LFR) ;

— la diminution de la hauteur trou occipital (HFM).

Lorisidés.

Les différences de tailles sont moins marquées mais par contre l'amplitude des variations morphologiques qui affectent le crâne est plus grande que chez les Galagidés.

Les deux axes sur lesquels s'alignent les nuages représentatifs des deux familles sont spacialement divergentes : ils ne sont pas situés dans un même plan et les grandes et petites formes se distinguent au sein de chaque famille par des critères différents.

Perodicticus (PE).

Cette grande forme possède comme *G. crassicaudatus* (GC) des yeux petits (HOR, LOR, LEO), au diamètre sensiblement plus faible que chez le précédent. Mais l'opposition se manifeste surtout au niveau du massif facial beaucoup plus court et large chez *Perodicticus* (NAF, PAP, LM2), avec des condyles mandibulaires très écartés (LBC).

Le neurocrâne est surtout caractérisé par sa grande longueur basale (NAB) et la grande extension de l'occipital (OLB). Mais la constriction post-orbitaire (LFR) est très forte et la hauteur totale (HCA) et la largeur bipariétale (LBP) médiocres.

Loris (LO).

Situés au pôle opposé des *Perodicticus* (PE) dont ils se distinguent surtout par l'acquisition d'yeux beaucoup plus gros (HOR-LOR), les *Loris* se différencient des petits Galagidés (GS, GA, EU) par :

— un accroissement des orbites qui se fait surtout au détriment de la région interorbitaire externe (LIO), tandis que la largeur exterorbitaire (LEO) augmente relativement moins que chez les Galagidés : les *Loris* ont les yeux plus rapprochés et plus frontaux.

— le neurocrâne assez globuleux (LBP), par suite de l'étroitesse de la base (LOV, LBC, LPG) et la forte constriction post-orbitaire (LFR) ; les pariétaux sont peu développés (BRL) au profit des frontaux (NBC) ; la hauteur du *foramen magnum* (HFM) est faible.

Nycticebus (NY).

Les *Nycticebus*, compris entre les nuages *Perodicticus* (PE) et *Loris* (LO) ont des proportions intermédiaires pour les dimensions relatives des orbites mais sont centrés sur les variables du neurocrâne qui sont concentrées en un pôle opposé aux variables de la face. Les crânes ont un massif facial court et un neurocrâne globuleux où les pariétaux réduits sont encadrés par des frontaux bombés et une écaille occipitale haute.

Arctocebus (AR).

Situés entre *Nycticebus* (NY) et *Perodicticus*, ils ont des yeux petits mais, décalés vers le pôle facial, présentent un museau allongé (ARD-PAL) par rapport au neurocrâne bas et étroit (HCA-LBP).

Source : MNHN, Paris

2 — *Classification automatique* (fig. 30).

Les principales espèces sont bien distinguées mais ne sont pas regroupées suivant les deux familles : une comparaison avec l'analyse factorielle montre comment se sont opérés les regroupements : la coupure fondamentale correspond à une disjonction suivant l'axe I qui matérialise les caractères liés aux dimensions des orbites et à la taille générale. Ces mêmes critères, associés à l'opposition massif facial — neurocrâne mis en évidence suivant l'axe III en analyse factorielle, isolent les *Perodicticus* (PE) des autres grandes formes de LORISIFORMES (GS, AR, NY). Les *G. crassicaudatus* et les *Nycticebus* (NY), qui montrent une grande amplitude de variations, sont partiellement regroupés au niveau le plus bas. Pour les petites formes, la distinction se fait d'abord conformément à la distribution suivant l'axe II de l'analyse factorielle qui sépare nettement les *Loris* (LO) des autres petits Galagidés (GS-GA-EU) auxquels s'adjoint un *Arctocebus* très éloigné du barycentre du genre. Les regroupements se font par degré de similitude de plus en plus faible suivant l'ordre *G. senegalensis*, *G. alleni*, *G. demidovii* e *Euoticus*.

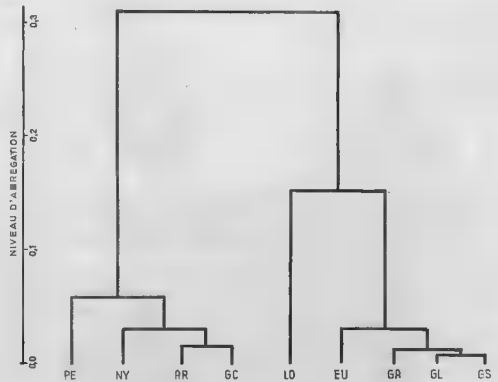


Fig. 30. — LORISIFORMES — Classification automatique par la variance — Dendrogramme simplifié — 33 variables. GC : *Galago crassicaudatus*, GL : *Galago alleni*, GS : *Galago senegalensis*, GA : *Galagoides*, EU : *Euoticus*. PE : *Perodicticus*, AR : *Arctocebus*, NY : *Nycticebus*, LO : *Loris*.

b) — Analyse phylogénétique.

La signification phylogénétique des Lorisidés et des Galagidés, qui constituent les deux familles ou sous-familles classiquement distinguées parmi les LORISIFORMES, tend à être mise en cause par un certain nombre de biologistes modernes qui se sont demandés si les Lorisidés ne constituaient pas un groupe polyphylétique issu de plusieurs formes de Galagidés réalisant, par un parallélisme adaptatif, des formes à dispositions anatomiques semblables.

Source : MNHN, Paris

En fait, quels sont les caractères distinctifs des Lorisidés et des Galagidés. Parmi ceux qui sont énumérés dans le tableau 8, il y en a deux qui sont beaucoup plus importants que les autres : le degré de molarisation des prémolaires et le mode de locomotion auquel se trouvent associées diverses dispositions anatomiques.

La molarisation des prémolaires (fig. 31).

Les molaires des Primates sont considérées comme voisines du type mammalien primitif par leur type tri ou quadrituberculaire au niveau des molaires supérieures ou tuberculosectoriales au niveau des molaires inférieures. Cette évolution affecte plus ou moins les prémolaires et divers stades sont réalisés chez les LORISIFORMES.

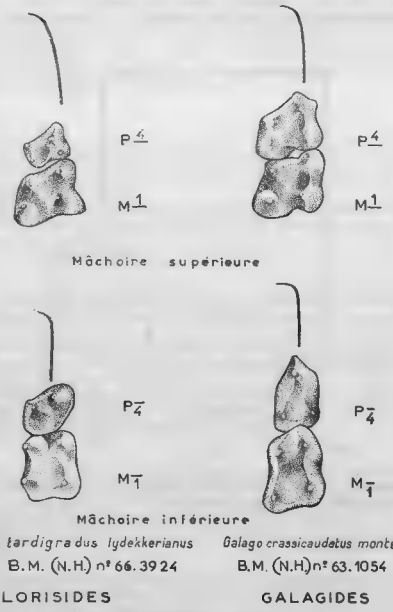


Fig. 31. — LORISIFORMES — dents jugales

Source : MNHN, Paris

A la mâchoire supérieure, chez les Lorisidés comme les Galagidés, la première prémolaire P^2 représente le type haplodonte typique avec une cuspide centrale reliée par une crête mésio-distale tranchante à un parastyle antérieur et un métastyle postérieur. Chez *Euoticus*, la cuspide principale, par son grand allongement, simule une canine postérieure. Cette tendance est fréquente chez les LORISIFORMES mais ne se rencontre pas chez *G. alleni* ni *G. demidovii*. La deuxième prémolaire P^3 montre le développement d'une crête vestibulo-linguale chez *Perodicticus*, *Nycticebus*, *G. crassicaudatus* et *Euoticus* ; chez ces deux dernières formes de Galagidés, P^3 est la plus petite des prémolaires. Chez les autres LORISIFORMES, à la jonction de cette crête et du *cingulum*, il se forme un protocone.

Sur les prémolaires P^4, le *cingulum* lingual peut donner naissance à une nouvelle cuspide distale, l'hypocone, présent chez *Loris*, *Arctocebus* et tous les Galagidés. Chez ces derniers, la molarisation des prémolaires P^4 atteint son plus haut niveau d'évolution par adjonction d'une cuspide buccale, le métacone, en arrière du paracone : la taille de la dernière prémolaire est à peine inférieure à celle de la première molaire qui lui fait suite.

A la mâchoire inférieure, la molarisation des prémolaires P_3 et P_4 est également plus avancée chez les Galagidés où il se développe un talonide portant un hypoconide et un entoconide.

Les molaires sont très semblables dans les deux familles mais l'échancrure postérieure, beaucoup plus profonde sur les deux premières molaires supérieures des Galagidés, permet de les reconnaître. La dernière molaire supérieure est plus petite et ne porte de véritable hypocone que chez *Loris*. A la mandibule, le trigonide est réduit par disparition du paraconide et sur le talonide, une cinquième cuspide, l'hypoconulide, se développe sur la molaire postérieure M_3.

La molarisation est donc beaucoup plus avancée chez les Galagidés, en particulier pour P^4, mais cette même tendance se retrouve cependant chez les Lorisidés où la deuxième prémolaire P^3 est généralement plus grosse que P^2.

La locomotion.

Nous avons déjà vu que les Galagidés et Lorisidés possèdent des modes de locomotion très différents, associés à des caractères anatomiques très spécialisés : aux Galagidés grimpeurs verticaux et sauteurs (élongation du tarse proximal) s'opposent les Lorisidés quadrupèdes lents (membres subégaux, pied transformé en une pince didactyle pouce-doigt IV avec réduction de l'index (fig. 32), *rete mirabile*...).

D'après Walker (1971) le type grimpeur vertical-sauteur correspondrait au mode de locomotion initial des Lémuriens. Cependant, si les formes fossiles comme *Notharctus* présentent en effet un allongement du *calcaneum* et du scaphoïde, les Galagidés actuels se sont adaptés encore davantage à ce mode de locomotion par une élongation beaucoup plus forte de la partie proximale du tarse.

Les adaptations particulières des membres des Lorisidés sur lesquelles est fondée l'homogénéité de la famille ont pu être suspectées d'être le résultat d'un parallélisme évolutif à partir de plusieurs formes ancestrales de type Galagidé chez lesquelles le tarse n'avait pas encore acquis une spécialisation aussi marquée que chez les formes actuelles. A l'appui de cette hypothèse, on peut signaler que la présence de *rete mirabile* se rencontre chez les Paresseux (Edentés-Xénarthres) au rythme d'activité comparable.

Cette idée est née chez les biologistes comme Goodman dont les travaux de sérologie et d'immunologie (Goodman 1962, 1964, 1966, 1967 et communication personnelle) font apparaître des ressemblances entre familles plus grandes qu'entre genres, en particulier les *Galago* seraient plus voisins de *Loris* et *Nycticebus* que de *Perodicticus*. Par contre, les glandes sudoripares des paumes de mains et des plantes de pieds, de type exocrine chez *Galago*, se rattacheraient à celles des *Perodicticus* et non à celles des glandes à caractères apocrines des formes asiatiques qui annonceraient dans ce domaine les Primates supérieurs (Ellis et Montagna, 1963).

Les résultats sont contradictoires et témoignent cependant d'une très grande affinité des deux groupes et semblent justifier la réunion de ces genres dans une famille unique, les Lorisidés Gregory, 1915 subdivisés en deux sous-familles, les Lorisinés Flower et Lydekker, 1891, et les Galaginés Mivart, 1864, telle que la reconnaissent Simpson et la plupart des taxonomistes modernes.

Source : MNHN, Paris

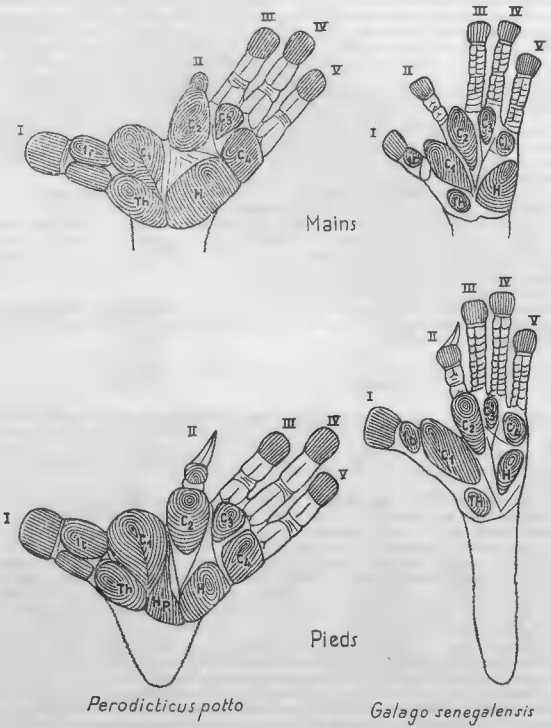


FIG. 32. — LORISIFORMES : Empreintes palmaires et plantaires de *Perodicticus* et *Galago*.
I-V : *doigts*, 1 r : *c. radial*, 1 t : *c. tibial*, c 1-4 : *coussinets interdigitaux*, h : *coussinet hypothénarien*, hd : *c. h. distal*, hp : *c. h. proximal*, Th : *coussinet thénarien*.

Source : MNHN, Paris

Conclusion

Galaginés et Lorisinés actuels nous semblent constituer deux groupes phylogénétiques voisins montrant des tendances évolutives parallèles mises en évidence par l'analyse factorielle (orbites, massif facial, neurocrâne). Les premiers semblent plus proches des formes ancestrales par leur mode de locomotion et seront considérés comme plésiomorphes malgré la plus grande molarisation des prémolaires ; les seconds seraient davantage apomorphes par leur neurocrâne, leur locomotion et les spécialisations qui affectent leurs membres.

C. 2 — *LES LORISIFORMES FOSSILES*

Les formes fossiles de LORISIFORMES sont très rares et réparties en trois niveaux du Tertiaire (tab. 17).

TABLEAU 17. — LORISIFORMES fossiles
Les genres ( ) ne sont plus considérés comme des LORISIFORMES.

Age	Fossiles	Gisements
Pliocène sup.	*Galago*	Gorges d'Oldoway (Tanganika)
Pliocène inf. ou moyen	*Progalago*	Shongor — Rusinga et Napak
	Komba	
	(*Propotto*)	Grands lacs africains de l'Afrique de l'Est
Pliocène inf.	(*Indraloris*)	Siwaliks (Inde septentrionale)

a) FORMES SÉPARÉES DES LORISIFORMES.

De récentes découvertes et de nouvelles observations ont permis d'ôter des LORISIFORMES des genres appartenant à des groupes quelquefois éloignés.

a.1 — *Indraloris lulli* LEWIS, 1933.

Le type est constitué par une unique molaire M^2, récoltée dans les collines Simla, au Nord de l'Inde, dans un niveau rapporté aux couches de Nagri des Siwaliks moyens, considérées d'abord du Pliocène inférieur et récemment, plutôt du Miocène terminal.

Cette dent montre des ressemblances avec son homologue chez *Nycticebus coucang borneanus*, avec des caractères considérés comme plus primitifs : fort *cingulum* externe, cuspides élevées. LEWIS a considéré que cette dent appartenait à un genre situé dans la lignée des LORISIFORMES et que la distribution de ce groupe était déjà réalisée au Pliocène inférieur.

Récemment, parmi la collection LEWIS, a été redécouvert un fragment de mandibule gauche du même genre, portant M_3, les racines de M_2 et la dernière racine de M_1 (fig. 33). Les caractères de la pièce, étudiée par TATTERSALL (1968), montrent que cette forme pourrait être morphologiquement très voisine de *Nycticebus*, et que cette similitude résulterait plus vraisemblablement d'une filiation d'un ancêtre commun qu'à deux stades d'une même lignée évolutive.

Cependant des fouilles entreprises en 1969 par l'Université de Yale sous la direction de G. E. MEYER ont mis au jour de nouvelles pièces attribuées à *Indraloris* mais ce matériel a été déposé à Chandigarh, sans qu'il soit possible de le photographier, mouler ni décrire. Cependant, d'après les observations faites sur le terrain, il est établi que *Indraloris* n'est pas un LORISIFORME (TATTERSALL,

Source : MNHN, Paris

FIG. 33. — *Indraloris lulli* Lewis 1933 molaires inférieures gauches — vue occlusale (d'après des stéréophotographies — TATTERSALL 1968).

communication personnelle), les dents antérieures de la mandibule n'étant pas disposée suivant le peigne caractéristique des Lémuriens. En particulier, le peigne dentaire porté sur la mandibule des Lémuriens actuels manque ici. Les affinités sont probablement à rechercher parmi les Primates du Tertiaire. Or, comme l'a souligné SIMONS (1962), *Pronycticebus* et *Anchomomys*, Adapidés de la fin de l'Eocène européen, montrent un certain nombre de ressemblances avec les LORISIFORMES. Dans l'état actuel des connaissances, *Indraloris* représente probablement une lignée issue des Adapidés européens, mais distincte des Lémuriens actuels.

a.2 — *Propotto leakeyi*, SIMPSON, 1967.

L'holotype, constitué par un fragment de rameau droit d'une mandibule, porte l'empreinte de la canine, trois prémolaires et une molaire et a d'abord été rattaché aux Lorisidés (SIMPSON, 1967). La présence d'une canine très aiguë et non intégrée dans un peigne dentaire, d'une première prémolaire P_2 non caniniforme, écarte cette forme des Lémuriens. Ces caractères, associés à des molaires aux cuspides beaucoup plus régressées que chez les Lorisinés, font ranger *Propotto* parmi les Ptéropidés, Chiroptères frugivores (WALKER, 1969).

b) LORISIFORMES FOSSILES.

b.1 — *Formes pliocènes.*

Les gorges d'Oldoway entaillent une série pliocène dont le lit I a livré une demi-mâchoire complète et divers os des membres de Lémuriens. Le niveau FLK I de ce site est célèbre par la présence d'un Australopithèque, *Zinjanthropus*, associé à une faune à faciès villafranchien ancien, et daté de 1,6 à 1,9 MA par la méthode du potassium-argon. Les ossements montrent de très grandes ressemblances avec les formes actuelles de *G. senegalensis* et plus particulièrement avec *G. s. braccatus* ou *moholi* (LEAKEY, 1965).

Au Pliocène supérieur, la différenciation des genres actuels de Galaginés était donc déjà réalisée.

b.2 — *Formes miocènes.*

2-1. *Gisements et âge.*

Les dépôts lacustres, témoignant d'une plus large extension des grands lacs africains (lac Victoria) et conservés par des formations volcaniques pyroclastiques, ont fourni une très riche faune de Vertébrés tertiaires. L'exploitation des gisements où se sont illustrés le professeur L. B. S. LEAKEY et ses collaborateurs, a révélé la présence de fossiles de Pongidés appartenant aux genres *Limnopithecus* et

Source : MNHN, Paris

Pliopithecus qui constitueraient des jalons sur la lignée menant aux *Hylobates*, les Gibbons actuels, et *Proconsul* qui serait situé sur ou au voisinage de la lignée qui conduit à *Pan*, le Chimpanzé.

A côté de ces Anthropoïdes, les gisements (fig. 34) de l'île Rusinga (golfe de Kavirondo sur le lac Victoria), Songhor et Koru (à l'est du golfe) et Napak (au nord) ont également fourni les restes d'une faune de LORISIFORMES bien diversifiée.

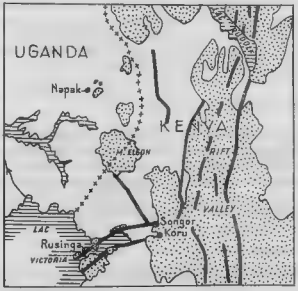


FIG. 34 : LORISIFORMES — Localisation des sites fossilifères du Tertiaire de l'Afrique de l'Est (d'après BISHOP 1965)
..... *Formations volcaniques du Tertiaire et du Quaternaire.*

Les gisements de l'île Rusinga sont les plus riches (60 espèces de Mammifères) mais les correspondances stratigraphiques sont difficiles à établir par suite de la discontinuité des niveaux-repères. La synthèse stratigraphique a été réalisé par SHACKLETON (1951) (tab. 18).

TABLEAU 18. — Synthèse stratigraphique de l'île Rusinga (d'après SHACKLETON, 1951).
(* les laves pourraient être antérieures aux séries 5).

6 *Laves de Lumene* * issues du volvan Rangwa et disposées en deux unités superposées séparées par un épisode de latéritisation.

5_3 *Séries de Kathwanga* lacustres, les plus fossilifères

5_2 *Séries de Kathwanga Point* lacustres, à fossiles végétaux

érosion — discordance

5_1 couches de remaniement

érosion — discordance

4 *Conglomérat de Kiangata* avec Vertébrés

3 *Séries d'Hiwegi* tufs volcaniques subaériens à nombreux ossements

2 *Conglomérat de Rusinga* azoïque

1 *Séries de Kiahera* fluvio-lacustre à Vertébrés avec une intercalation de sols latéritiques.

Source : MNHN, Paris

L'âge de ces formations a d'abord été attribué, par comparaison avec les faunes burdigaliennes d'Europe, au Miocène inférieur. Mais la présence d'autres espèces plus récentes et celle des Pongidés font maintenant admettre un âge plus récent, Miocène moyen ou même supérieur, pour certains des gisements Kényans (Fort Ternan).

Les datations absolues, suivant la méthode du potassium-argon appliquée aux biotites conservées dans les éléments volcano-détritiques des séries de Rusinga, ont fourni des âges variant de 15 à 16,7 $\times$ 10^6 années (in Bishop, 1965). Les datations les plus récentes, effectuées sur des micas appartenant à des tufs qui semblent contemporains de la mise en place des dépôts fluvio-lacustres ossifères donnent pour la série d'Hiwegi un âge compris entre 17 et 18,5 $\times$ 10^6 années, ce qui correspond à la fin du Burdigalien début du Vindobonien (Van Couvering et Milla, 1969).

2-2. *Les LORISIFORMES Est-Africains.*

Connus depuis 1943, les LORISIFORMES miocènes de l'Afrique de l'Est ont fait, depuis une vingtaine d'années, l'objet de plusieurs études de Le Gros Clark, Leakey et plus récemment de Simpson (1967) et Walker (1970). Après les révisions de ces deux derniers auteurs, les LORISIFORMES sont représentés dans les gisements miocènes par deux genres regroupant quatre espèces :

Komba minor Le Gros Clark et Thomas, 1952
Komba robustus Le Gros Clark et Thomas, 1952
Progalago dorae MacInnes, 1943
Progalago songhorensis (Simpson), 1957.

La comparaison des listes de faunes entre les gisements du Kénya (Shongor, Rusinga, Koru) et d'Uganda (Napak) fait apparaître que dans ce dernier *Mioeuoticus bishopi* Leakey ,1962 remplace *P. songhorensis*. D'autre part, les grandes ressemblances entre ces deux espèces font placer *M. bishopi* dans le genre *Progalago*.

Nous avons déjà vu que *Propotto leakeyi* Simpson, 1957 était à classer parmi les Chiroptères.

Les quatre espèces reconnues peuvent être classées dans un éventail de tailles qui recouvre celui des Galagidés actuels, du *G. demidovii* à *G. crassicaudatus*.

Les ossements récoltés sont représentés par de nombreuses dents et fragments de mâchoires et de mandibules, des os des membres, un crâne presque complet de *Progalago dorae* et un arrière-crâne avec moulage endocrânien naturel de *Komba robustus*.

L'ensemble des LORISIFORMES fossiles est-africains apparaît morphologiquement aussi varié que les formes actuelles, davantage même que les Galagidés.

Progalago et *Komba* sont cependant des genres voisins qui diffèrent par quelques caractères dentaires et la présence chez le dernier de bulles auditives plus grandes, plus renflées et plus rapprochées.

Morphologie crânienne (Le Gros Clark, 1952 et 1956 ; Simpson, 1967).

Elle est surtout basée sur l'exemplaire de *Progalago dorae* (pl. 10).

L'os *planum* est présent dans la constitution de la cloison interne de l'orbite et la disposition des orifices vasculaires de la base du crâne est aussi typiquement lorisiforme. Enfin le rebord de la bulle qui porte un *sulcus tympanicus* montre que le tympanal n'est pas inclus dans la bulle.

Caractères de Galagidés.

Progalago présente des caractères primitifs qui l'apparentent au crâne des Galaginés actuels :
— le massif facial est très court et beaucoup plus élargi que chez tout LORISIFORME actuel ;
— d'après la morphologie de sa racine, la barre post-orbitaire semble grêle mais rien ne laisse supposer qu'elle soit incomplète ;
— le neurocrâne est nettement plus aplati encore que chez les Galagidés ;

Source : MNHN, Paris

— l'écaille occipitale porte une crête nuchale plus prononcée que chez les Galagos actuels et qui contraste avec le neurocrâne arrondi des Lorisinés ;

— la bulle auditive très renflée chez *Komba* rappelle la disposition rencontrée chez les *Galago* de petites tailles ;

— le tympanal est très réduit et ne s'allonge pas vers l'extérieur en un canal auditif externe.

Caractères de Lorisidés.

Par sa forme générale et sa taille, le crâne rappelle immédiatement celui de *Nycticebus* ou *Perodicticus* par ses deux crêtes temporales soulevées en deux bourrelets parallèles, mais les yeux apparaissent beaucoup plus grands, même en tenant compte de l'absence des barres post-orbitaires ;

— le lambda est situé en avant de l'inion par suite du début de développement d'un néoocipital ;

— les bulles auditives de *Progalago* sont peu renflées et rappellent celles de *Nycticebus*, tandis que la mastoïde, peu renflée chez *Komba*, a un développement comparable à celui atteint chez les Lorisinés ;

— la *linea temporalis*, très forte, se prolonge vers l'arrière en direction du *torus* occipital en formant un auvent au-dessus du méat auditif externe. L'apophyse post-glénoïde semble écartée vers l'extérieur du plan du méat auditif. Ces dispositions se retrouvent chez *Perodicticus* et *Nycticebus*.

Morphologie dentaire.

— le peigne dentaire de la mandibule est moins incliné que chez la majorité des Lémuriens actuels et la canine y est moins bien intégrée. Les prémolaires P_1 et P_3 ont leur couronne inclinée vers l'avant et rappellent *Necrolemur* ;

— à la mâchoire supérieure, les racines des incisives laissent supposer que I^2 étaient légèrement supérieures à I^1, ce qui est contraire à la tendance rencontrée chez les LORISIFORMES actuels ;

— les prémolaires sont très peu molarisées, à peine plus que celles des Lorisinés (P^4 est bicuspide) et il existe entre la canine et P^2 un important diasthème qui ne se rencontre chez aucun LORISIFORME actuel ;

— les molaires supérieures M^1 et M^2 subquadratiques possèdent de gros hypocones et un très fort *cingulum* externe et, par l'absence d'échancrure postérieure, ressemblent à celles d'*Arctocebus* ;

— la dernière molaire M', tricuspide, est moins réduite par rapport à la précédente que chez les formes actuelles ;

— les molaires inférieures ne possèdent pas de paraconide distinct ;

— la dernière molaire M_3 porte un hypoconulide et un entoconide élevés comme chez les Lorisinés.

L'ensemble de ces caractères donne une impression de dentition assez primitive (peigne dentaire imparfaitement différencié, molarisation des prémolaires à peine ébauchée, molaires supérieures à fort *cingulum* externe, dernières de grande taille) qui présenterait davantage d'affinités, par là même, avec les Lorisinés.

Morphologie des membres (Walker, 1970).

Les os des membres ne sont représentés que par quelques os longs, des os du tarse et quelques phalanges, attribués d'après leur taille relative, aux diverses espèces définies à partir des dents. Humérus, fémur, tibia et dernière phalange de l'hallux sont très semblables aux os homologues des *Galago* actuels. En particulier, les diagrammes en coordonnées logarithmiques montrent que ces divers ossements sont liés par les mêmes règles d'allométrie que les os des Galagidés actuels.

Cependant, le *calcaneum* est nettement moins allongé, tout en étant relativement plus grand que chez n'importe quel Lémurien vivant à locomotion quadrupède. On retrouve ainsi, au début du Miocène, des formes arboricoles se déplaçant par sauts et grimpant le long des troncs. Nous avons déjà

Source : MNHN, Paris

signalé que ce mode de déplacement était considéré comme original chez les Primates les plus anciens (*Hemiacodon*, *Nannopithex*, *Necrolemur*, *Notharctus*).

C'est pourquoi ce caractère n'est pas déterminant pour rattacher les LORISIFORMES miocènes à l'une où l'autre sous-famille, pas plus que la très faible molarisation des prémolaires.

Conclusion.

La présence simultanée de ces diverses formes de Lémuriens au début du Miocène montre que dès cette époque, la lignée aboutissant aux LORISIFORMES est très bien définie, morphologiquement et géographiquement. A côté de nombreux caractères primitifs crâniens (aplatissement du crâne, position postérieure de l'orifice carotidien), dentaires (peigne, très faible molarisation des prémolaires) et appendiculaires (*calcaneum* modérément allongé), on trouve, dans les diverses espèces, surtout au niveau des dents, des caractères apomorphes qui sont représentés isolément chez les LORISIFORMES actuels et qui font qu'on ne peut les rapprocher d'aucun genre actuel, ni les intégrer dans aucune des deux sous-familles, Galaginés ou Lorisinés.

Le stade plésiomorphe de la structure du tarse, élément essentiel dans la distinction taxonomique entre les Galaginés et les Lorisinés, semble indiquer qu'au Miocène inférieur l'isolement des Lorisinés, considérés comme un groupe monophylétique, n'était pas encore réalisé à partir du tronc aboutissant à la différenciation des Galaginés actuels. C'est pourquoi nous pensons que les LORISIFORMES du Miocène d'Afrique Orientale sont des Lorisidés primitifs, très proches de la souche ancestrale des Lorisinés et des Galaginés actuels et pour lesquels nous proposons la création d'une troisième sous-famille, les Progalaginés.

C. 3 — *CONCLUSION.*

Les fossiles n'apportent pas beaucoup de repères chronologiques pour reconstituer l'histoire phylogénétique des LORISIFORMES.

Au Miocène inférieur, les LORISIFORMES sont représentés par les Progalaginés qui constituent une sous-famille fortement plésiomorphe. Galaginés et Lorisinés ne semblent pas encore différenciés. *Indraloris* ne pouvant plus être considéré comme un jalon de l'histoire des LORISIFORMES, le seul autre représentant fossile est *Galago senegalensis* du Pliocène supérieur des gorges d'Oldoway qui montre qu'à cette époque les Galagidés étaient morphologiquement différenciés et cantonnés dans une région où on les trouve encore actuellement.

Si nous admettons que *Loris* et *Nycticebus* sont des formes vicariantes en Asie des genres africains *Arctocebus* et *Perodicticus*, l'étude des liaisons continentales entre l'Afrique et l'Asie pourrait nous fournir une donnée historique supplémentaire, s'il est possible de préciser à quelle époque s'est faite la migration de faune qui a peuplé l'Asie méridionale à partir d'un centre de dissémination africain.

L'Afrique apparaît comme un continent bien défini au Tertiaire. Isolée de l'Europe par la Téthys qui rendait les communications nord-sud difficiles, elle est isolée jusqu'à l'Oligocène moyen de l'Asie par le Golfe Persique qui communiquait avec la Thétys au Nord. A l'Oligocène supérieur, d'importants mouvements tectoniques appartenant à l'orogenèse alpine interrompent la communication Golfe Persique-Téthys et permettent quelques communications entre l'Arabie et le continent asiatique. L'effondrement de la Mer Rouge a débuté au Miocène par un grand golfe dirigé vers le sud où subsistait l'isthme d'Aden. C'est au Miocène supérieur que se forme l'isthme de Suez, assurant une voie de communication facile entre l'Afrique et l'Asie, qui a été utilisée par les troupeaux d'Hipparions peuplant l'Eurasie et qui ont déferlé en Afrique du Nord au Pontien. Au Pliocène supérieur, la Mer Rouge s'ouvre sur l'Océan Indien. Des communications entre l'Europe et l'Afrique se sont également établies au niveau de l'isthme de Gibraltar, surtout à partir du Miocène supérieur. Cette voie détournée pour un peuplement de l'Asie à partir de l'Afrique n'a laissé aucun témoin de LORISIFORME fossile en Europe.

L'histoire paléogéographique du Moyen Orient n'apporte donc pas beaucoup de précisions car, à partir du Miocène, il y a toujours eu une liaison continentale entre l'Afrique et l'Asie par Aden ou

Source : MNHN, Paris

Suez et la Mésopotamie. Cependant le Miocène inférieur et moyen ne sont pas des époques de grands échanges faunistiques entre les deux continents, par suite des conditions écologiques défavorables au niveau de l'Arabie. C'est pourquoi, il semble plus probable que la migration se soit effectuée au moment où les communications étaient les plus aisées, c'est à dire au Pontien. La figure 35 résume l'histoire du groupe.

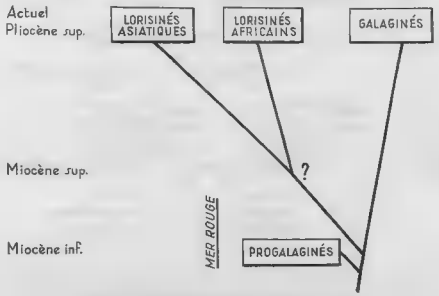


Fig. 35. — LORISIFORMES — Relations phylétiques.

II. — Les LÉMURIFORMES Grégory 1915.

Les LÉMURIFORMES actuels et subfossiles sont exclusivement cantonnés au microcontinent malgache et, pour quelques rares représentants, à ses dépendances, les îles Comores. On y rattache aussi la plupart des Lémuriens du Tertiaire ancien.

Si on exclut les Tupaoïdes qui ne seront pas examinés et *Daubentonia*, genre aberrant qui sera étudié à part, le sous-ordre est représenté par les familles suivantes (tab. 19).

Tableau 19. — LÉMURIFORMES — Distribution des familles.

Familles	Age	Répartition géographique
Lémuridés Indridés	Actuel et Quaternaire récent	Madagascar
Mégalapidés	Quaternaire récent	
Adapidés s.l. Plésiadapidés	Eocène et Paléocène	Europe et Amérique du Nord

Source : MNHN, Paris

Les LÉMURIFORMES se distinguent des LORISIFORMES par les principaux caractères rassemblés dans le tableau 5.

Deux familles comptent l'essentiel des représentants actuels des Lémuriens malgaches, les Lémuridés et les Indridés (tab. 20).

Tableau 20. — LÉMURIFORMES actuels — Caractères crâniens des familles.

	LÉMURIFORMES Grégory 1915	
	Lémuridés Gray, 1821	Indridés Burnett, 1828
Neurocrâne	allongé	large
Face	longue	courte
Formule dentaire	$I\frac{2-0}{2}, C\frac{1}{1}, P\frac{3}{3}, M\frac{3}{3}$	$I\frac{2}{2}, C\frac{1}{0}, P\frac{2}{2}, M\frac{3}{3}$
C_1	incisiforme	absente
P_2	caniniforme	non caniniforme
M^1 et M^2	tricuspides	à 6 cuspides

A. — LES LEMURIDES Gray, 1821.

Les Lémuridés constituent un groupe hétérogène où sont distingués un nombre variable de sous-familles (tab. 4). Nous suivrons provisoirement la distinction en deux sous-familles retenues par Hill (1953) et la plupart des auteurs qui séparent les Lémurinés des Cheirogaleinés (tab. 21).

Tableau 21 : Lémuridés — Caractères distinctifs des deux sous-familles.

	Lémuridés Gray, 1821	
	Lémurinés Mivart, 1864	Cheirogaléinés Grégory, 1915
	LÉMURIFORMES typiques	à caractères de LORISIFORMES
Face	allongée	courte
rebord du palais	en avant de M^2-M^3	en arrière de M^2-M^3
tarse : calcaneum et scaphoïde	peu allongés	allongés

Source : MNHN, Paris

On distingue classiquement chez les Lémurinés trois genres, *Lemur*, *Hapalemur* et *Lepilemur* (tab. 22).

Tableau 22. — Lémurinés — Caractères distinctifs des genres.

	Lémurinés Mivart, 1864		
	Lemur Linnaeus 1758	*Hapalemur* Geoffroy, 1851	*Lepilemur* Geoffroy, 1851
Face	allongée	courte	moyenne
I^1 et I^2	petites et égales	très petites subégales	absentes
P^4	non molariforme	molariforme	non molariforme
M^1 et M^2	*cingulum* palatin très développé	*cingulum* palatin peu développé	*cingulum* palatin très développé
os central du carpe	libre	soudé au scaphoïde	soudé au scaphoïde

A.1. — *LES LEMURS* Linnaeus, 1758.

Le genre, largement répandu dans toutes les régions de Madagascar et aux Comores, est très polymorphe et on y a distingué jusqu'à une quarantaine d'espèces essentiellement basées sur les différences de pelage. Or celui-ci semble très variable, d'autant plus que certaines formes présentent un dimorphisme sexuel marqué. Avec Hill (1953) nous retiendrons six espèces actuelles et trois espèces subfossiles :

L. variegatus (Kerr), 1972 (1LE) 3 sous-espèces
L. catta Linnaeus, 1758 (3LE)
L. macaco Linnaeus, 1766 (2LE)
L. fulvus (Geoffroy), 1812 (4LE) 7 sous-espèces
L. mongoz Linnaeus, 1766 (5LE) 2 sous-espèces
L. rubriventer (Geoffroy), 1850 (7LE)
L. insignis (Filhol), 1895 (11LE)
L. jullyi (Standing), 1904 (12 LE)
L. majori (Standing), 1908 (13LE)

a) Analyses typologiques.

Les analyses typologiques et les classifications automatiques porteront sur 80 Lémurs et successivement sur 8 variables orbitaires, 15 variables du neurocrâne et enfin, la totalité des 33 variables.

Source : MNHN, Paris

a.1 — *Les 8 variables orbitaires.*

1. — *Analyse factorielle des correspondances.*

1-1. *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	43,6	21,3	18,2	7,3	6,3
		83,1			

La représentation est très bonne dans un espace à trois dimensions avec une répartition assez équilibrée sur les trois premiers axes factoriels. Notons que les axes d'ordre supérieur à cinq correspondent tous à des directions d'aplatissement du nuage puisque l'inertie résiduelle n'atteint pas 7 % pour l'ensemble de ces axes.

1.2 — *Les 8 points-variables.*

Axe I.

Comme cela était prévisible, l'amplitude des dissemblances, marquée par la distance des points extrêmes, compris entre -0,05 et 0,10, est faible pour un groupe ne présentant que des formes très voisines.

La variation de la taille des orbites n'est pas un facteur essentiel dans la distribution des Lémurs car les variables qui y sont directement liées sont celles qui se projettent le plus près de l'origine.

Par contre, les variables liées à l'écartement des orbites, largeur inter-orbitaire (LIO) et surtout largeur bioptique (LOP), sont plus excentrées, du côté opposé à celui des variables non visuelles, longueur du crâne (basion-prosthion BPR) et largeur bizygomatique (LBZ) : les crânes courts ont les orbites plus écartées.

Axe II.

L'opposition est surtout marquée entre les dimensions des orbites (HOR et surtout LOR) et la hauteur de l'écaille occipitale : ces deux groupes de variables varient en sens inverse.

Axe III.

Le rapprochement des deux points « largeur de l'orbite » (LOR) et « hauteur de l'écaille occipitale » (OLB) dans le plan factoriel II ne doit pas faire oublier que ces points sont diamétralement opposés suivant l'axe II.

Par contre, l'axe III disjoint fortement les variables liées à la taille des orbites (LOR, HOR) de celles liées à leur écartement (LOP, LIO). Nous retrouvons une relation semblable à celle qui lie ces mêmes variables chez les LORISIFORMES et qui apparaît beaucoup plus nettement chez ces derniers suivant l'axe I.

1.3 — *Les 80 points-observations.*

Les 80 Lémurs étudiés se répartissent en trois nuages bien distincts : un premier nuage, beaucoup plus étendu et dense que les deux autres, contient toutes les formes actuelles à l'exception de *L. varie-*

Source : MNHN, Paris

gatus : il correspond à ce que nous appellerons ultérieurement les « Lémurs s.s. ». Les deux autres nuages, excentrés du même côté suivant l'axe I, se projettent sur des demi-axes opposés des axes II et III. Ils correspondent à *L. variegatus* et aux *Lemur* subfossiles.

L. variegatus (1LE).

Le nuage représentant le plus grand des Lémurs vivants est excentré sur l'axe I, au-delà de toutes les variables : cette position est surtout liée à un effet de rejet dû aux variables du pôle opposé, c'est à dire les variables associées à l'écartement des orbites : ce rejet est particulièrement net dans le plan factoriel II où les points correspondants sont diamétralement opposés. Les *L. variegatus* auraient les yeux assez petits et plus rapprochés, compte tenu de leur taille.

Par rapport à l'axe II, c'est le faible développement de l'écaille occipitale qui induit la position du nuage 1LE.

Lémurs subfossiles (—LE et +LE)

Leur nuage est excentré du même côté que *L. variegatus* par rapport à l'axe I mais opposé suivant les deux axes suivants : les orbites sont petites tout en étant peu écartées pour un crâne allongé aux arcades zygomatiques bombées.

Lémurs s.s.

Ils constituent un nuage unique, subsphérique et centré au voisinage de l'origine. Les espèces y sont mêlées et tout au plus peut-on distinguer une légère tendance à l'isolement de *L. catta* (3LE) en direction du point « opisthion-lambda » (OLB). Pour les autres formes, les variations spécifiques couvrent des zones largement communes, en particulier pour les diverses variétés de *L. fulvus* (4LE).

2. — *Classification automatique par la variance* (fig. 36).

La classification automatique sépare deux grands groupes : les *Lemur* subfossiles et *Lemur variegatus* eux-mêmes bien subdivisés, et les *Lemur* s.s. subdivisés en deux puis en quatre groupes à un niveau d'agrégation très bas (inférieur à 0,03). A cette subdivision correspond un mélange des espèces parmi lesquelles *L. catta* (3LE) constitue le groupe le moins dispersé.

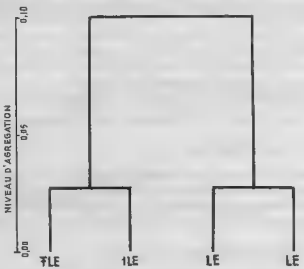


FIG. 36. — LÉMURS — Classification automatique par la variance — Diagramme simplifié — 8 variables orbitaires.
F LE : *Lemur* subfossiles, 1 LE : *Lemur variegatus*, LE : *Lemur* s.s.

Source : MNHN, Paris

a.2 — *Les variables du neurocrâne.*

1. — *Analyse factorielle des correspondances.*

1.1. *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	32	29	14	7	4
		75			

La projection est bonne dans le premier espace factoriel et le nuage est bien réparti suivant les trois premiers axes.

1.2 — *Les 15 points-variables du neurocrâne.*

Axe I.

La plupart des points-variables sont concentrés autour de l'origine, à l'exception de la « largeur frontale minimale » (LFR), très décalée, ainsi que la « distance opisthion-lambda » (OLB), très excentrée par rapport aux trois axes.

Parmi les variables peu écartées de l'origine, les variables liées à la largeur biparíétale (LBP) et à la hauteur de la voûte crânienne (HCA, BBR) sont situées du côté de LFR, en opposition aux variables liées à la longueur de la base du crâne (NAB) et à sa largeur dans la région des condyles mandibulaires (LBC, LPG).

Axe II.

Encadrant le reste des variables bien centrées, la « hauteur de l'écaille occipitale » (OLB) se projette sur l'axe II symétriquement, par rapport à l'origine, à la « longueur de la voûte pariétale » (LBP).

Axe III.

On trouve une disposition semblable à celle qui caractérisait les projections sur l'axe II car deux variables « bregma-lambda » (BRL) et « largeur biovale » (LOV) sont diamétralement opposées, les autres points-variables étant peu dispersés à l'exception de OLB, toujours excentré.

1.3 — *Les 80 points-observations.*

La plupart des points-observations sont groupés dans un nuage subsphérique centré sur l'origine. Seuls les quatre points représentatifs des *Lemur* subfossiles sont disjoints. Les *L. variegatus* (1LE) constituent un diverticule du nuage principal et *L. catta* (3LE) une apophyse peu marquée. Par contre, une nouvelle forme, *L. rubriventer* (7LE), voit ses quelques représentants bien isolés.

Lémurs subfossiles (–LE, + LE).

Ils sont rejetés, au-delà de tout point-variable, à un pôle opposé à la largeur « minimale frontale » (LFR) : le neurocrâne de ces formes est allongé, bas et étroit, avec une forte constriction post-orbitaire.

Source : MNHN, Paris

Les *Lemur* subfossiles ont un volume de dispersion considérable qui traduit une amplitude de variations suspecte : la position d'un des *L. insignis* (–LE 340), beaucoup plus éloigné des trois autres subfossiles bien groupés, en particulier –LE 336 et + LE 346 considérés comme des espèces différentes, respectivement *L. insignis* et *L. jullyi*, correspond à une faute de frappe pour la variable bregma-lambda (BRL) qui a été perforée 180 au lieu de 280.

L. variegatus (1LE).

Cette espèce, toujours distinguée, mais moins nettement que par l'analyse basée sur les variables orbitaires, est caractérisée par une très forte constriction post-orbitaire (LFR), un occipital bas (OLB est diamétralement opposé à 1LE dans les deux premiers plans factoriels), une grande largeur biovale (LOV) et un neurocrâne étroit et aplati (LBP, HAC).

L. catta (3LE).

Approximativement centré sur l'axe I, leur nuage, à peine dégagé du nuage principal, est le plus éloigné des *Lemur* subfossiles et le plus voisin du pôle LFR. Les *L. catta* ont un crâne court (NAB), arrondi (HCA, LBP), à faible constriction (LFR) post-orbitaire.

L. rubriventer (7LE).

Ce Lémur qui ressemble par le pelage à *L. fulvus*, est nettement distingué par sa projection sur l'axe II : la structure générale du crâne ressemble à celle de *L. catta* (3LE) mais la contribution des pariétaux à la constitution de la voûte crânienne (BRL) est plus importante, tandis que celle de l'écaille occipitale (OLB) diminue.

Les autres Lémurs (2LE, 4LE, 5LE).

Il est très difficile de fractionner le nuage constitué des points représentant *L. macaco* (2LE) *L. fulvus* (4LE) et *L. mongoz* (5LE), ces points étant dispersés dans un ensemble centré sur l'origine et basé sur les points-variables centraux. Les points OLB, BRL, LOV et LFR constituent quatre pôles extérieurs qui contrôlent la répartition des points dans ce nuage.

2. — *Classification automatique par la variance.*

Les niveaux d'agrégation sont extrêmement faibles, tous inférieurs à 0,05. Les groupes distingués ne font pas ressortir les espèces classiques sauf les Lémurs subfossiles après élimination de 1LE 340 pour lequel une erreur de frappe s'est glissée. On observe cependant de petits regroupements partiels (1LE, 4LE, 3LE, 7LE) et il est à noter que les Lémurs subfossiles sont intégrés dans le sous-ensemble qui ne contient pas *L. variegatus* (1LE) auxquels ils sont toujours associés suivant l'axe I de l'analyse factorielle.

La structure du neurocrâne apparaît, chez les Lémurs, beaucoup plus homogène que les autres régions du crâne.

a.3 — *Les 33 variables du crâne.*

1. — *Analyse factorielle des correspondances.*

1-1. *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	27,6	17,9	11,5	9,4	5,7
		57,0			

Source : MNHN, Paris

L'importance de l'axe I diminue sensiblement par rapport aux résultats obtenus pour des analyses partielles : il n'y a pas coïncidence entre les axes des analyses basées sur les régions orbitaires et du neurocrâne et les effets, au lieu de se conjuguer pour étirer le nuage dans une direction particulière (axe I), se dispersent et distendent le nuage dans de nombreuses directions de l'espace : le premier espace factoriel ne porte qu'à peine la moitié de l'inertie du nuage.

1-2. *Les 33 points-variables.*

Les ensembles des variables orbitaires et du neurocrâne se retrouvent superposés sans modifications importantes : en particulier, les axes I des deux analyses factorielles sont confondus dans l'analyse globale.

Cependant, parmi les variables orbitaires, les dimensions de l'orbite (HOR, LOR, LEO) ont leurs points-variables qui ne s'écartent pas de l'axe I : toute l'influence de ces variables est concentrée dans une direction, au détriment des autres, surtout de l'axe III. Or, précédemment, « LOR » se projetait loin du centre. Cela explique que, par rapport à l'axe I, « LOR » soit, dans l'analyse à 33 variables, plus excentré que « HOR », disposition inverse de celle réalisée sur les diagrammes de l'analyse basée sur les variables orbitaires.

Les variables du neurocrâne, à l'exception de la « largeur frontale minimale » (LFR) excentrée suivant l'axe I du côté des variables orbitaires, sont étalées suivant l'axe II et III. Trois points-variables dominent la distribution : la « longueur sagittale des pariétaux » (BRL) et la « longueur des frontaux » (NBA, NBC).

1-3. *Les 80 points-observations.*

Les Lémurs se répartissent schématiquement en deux ensembles distincts le long de l'axe I : les formes à museau allongé, orbites de faible diamètre, neurocrâne allongé, bas et étroit, avec une forte constriction post-orbitaire : ce sont les *Lemur* subfossiles (−LE et +LE) et *L. variegatus* (1LE) ; le second nuage est centré sur l'origine et présente deux apophyses où s'individualisent *L. catta* et *L. rubriventer*.

Les Lémurs subfossiles (−LE et +LE).

Représentés seulement par trois individus complets, ce sont les formes les plus originales, marquées par les caractéristiques, extrêmes dans le genre, de la face et de la région orbitaire. Mais c'est surtout la très forte constriction post-orbitaire qui rejette ces formes loin de l'origine. Du point de vue des autres variables du neurocrâne, les subfossiles se distinguent peu, leurs points représentatifs s'écartant peu de l'axe I dans les directions des axes II et III.

Craniologiquement, sur le très faible échantillon étudié, les deux espèces *L. insignis* et *L. jullyi* ne sont pas distinguées par l'analyse factorielle basée sur les 33 variables choisies.

L. variegatus.

Espèce très homogène, bien distincte des autres Lémurs actuels plus ou moins confondus par l'analyse factorielle, *L. variegatus* est le plus voisin des Lémurs subfossiles dont il présente les mêmes caractéristiques, à un degré moins avancé : allongement de la face, réduction des orbites, faible développement du neurocrâne qui présente une forte constriction post-orbitaire. Comme les précédents, il présente une voûte crânienne caractérisée par le développement relatif de ses composants frontaux, pariétaux et occipital.

L. catta (3LE).

Cette espèce, bien caractérisée, toujours marginale dans le nuage principal des Lémurs actuels, est située du côté du pôle constitué par la variable « hauteur de l'écaille occipitale » (OLB) et centrée

Source : MNHN, Paris

sur les variables qui indiquent une sphérisation du neurocrâne : largeur biparietale (LBP) et hauteur de la boîte crânienne (HCA). La constriction post-orbitaire est faible. Les orbites sont grandes et écartées. Le museau est court et la hauteur de l'ouverture nasale (HNE) est élevée, par suite de la faible extension des nasaux vers l'avant.

L. rubriventer.

Cette espèce, représentée seulement par cinq individus, ne se distingue pas des *L. macaco* et *L. fulvus* par la région orbitaire ou faciale. Cependant, elle s'isole, comme *L. catta*, mais dans une direction différente par rapport au pôle « BRL », pôle qui correspond à la diminution relative de la contribution des frontaux et de l'occipital à la constitution de la voûte. L'ouverture nasale est plus réduite que chez la majorité des autres Lémurs vivants.

L. macaco (2LE), *L. fulvus* (4LE) et *L. mongoz* (5LE).

Ces trois espèces constituent avec les deux précédentes, un nuage sphérique, centré sur l'origine. Le nuage, réduit aux trois espèces, est légèrement décalé suivant l'axe II vers le pôle frontal (NBC, NBA), ce qui traduit une grande extension des frontaux, plus bombés, surtout par recul du bregma. Dans ce nuage, l'analyse factorielle ne permet de distinguer aucune des espèces uniformément réparties dans un volume beaucoup plus grand que toutes les espèces circonscrites. Ce sont des formes variables craniologiquement inséparables sur les 33 critères retenus.

2. — *Classification automatique.*

La classification par l'ultramétrique inférieure met particulièrement en évidence l' « effet de chaînage » caractéristique du type de distance utilisée. Les Lémurs actuels apparaissent comme un ensemble très homogène pour lequel le passage se fait de proche en proche d'un individu à l'autre, sans saut notable. *L. variegatus*, adjoint en dernier, constitue cependant un regroupement particulier. Puis les Lémurs subfossiles sont réunis à leur tour, mais avec un saut très net dans le niveau d'agrégation. Enfin, la façon dont 11LE 340 est rattaché ultérieurement souligne l'anormalité des mesures retenues pour cet individu.

La classification par la variance (fig. 37), plus synthétique, consacre la distinction entre les *Lemur*

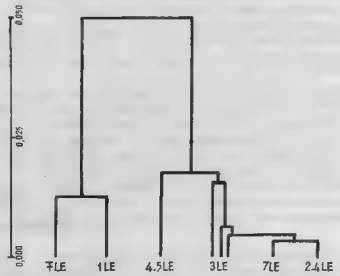


FIG. 37. — Lémurs — Classification par la variance. Dendrogramme simplifié — 80 observations — 33 variables. FLE : Lémurs subfossiles, 1 LE : *Lemur variegatus*, 2 LE : *Lemur macaco*, 3 LE : *Lemur catta*, 4 LE : *Lemur fulvus*, 5 LE : *Lemur mongoz*, 7 LE : *L. rubriventer*.

Source : MNHN, Paris

subfossiles et *L. variegatus* d'une part et les autres *Lemur* vivants actuellement d'autre part. Dans ce dernier groupe très homogène, les subdivisions secondaires isolent, de manière très imparfaite, *L. catta* et *L. rubriventer*, confirmant ainsi les résultats de l'analyse factorielle.

b) — ÉTUDE PHYLOGÉNÉTIQUE.

Craniologiquement, les analyses typologiques utilisées mettent en évidence deux grands ensembles, les *Lemur* subfossiles et *L. variegatus* d'une part, les autres *Lemur* actuels d'autre part. Parmi ces derniers, la spéciation n'apparaît que sous forme de tendances et les divisions classiquement admises ne sont pas toutes apparentes. C'est pourquoi l'analyse critique des caractères morphologiques, anatomiques et biologiques des diverses espèces reconnues s'avère nécessaire pour déterminer le degré de différenciation des Lémurs, peu élevé au niveau des crânes. L'accent sera mis sur les caractères différentiels, et particulièrement sur les résultats des techniques récentes de sérologie, biochimie, caryotypie...

b.1 — *Caractères morphologiques.*

Les vibrisses.

La garniture de vibrisses faciales et carpiennes, très complète chez les Lémurs, est considérée comme un caractère plésiomorphe : l'évolution de ces organes se manifeste généralement par une régression.

C'est *L. variegatus* qui possède l'équipement le plus complet, y compris les vibrisses sous-mandibulaires et carpiennes.

Chez les autres Lémurs, les vibrisses faciales sont bien développées, en particulier chez *L. macaco*, à l'exception des sous-mandibulaires absentes. Les vibrisses de l'avant-bras sont signalées chez *L. macaco* et *L. fulvus*.

Glandes brachiales et antébrachiales.

Ces formations, seulement présentes chez *L. catta* parmi les *Lemur*, se retrouvent chez *Hapalemur*.

Les glandes brachiales ne se rencontrent que chez le mâle (chez la femelle, elles sont remplacées par une simple papille cutanée). Situées sur la face antéro-interne du bras, au voisinage de l'articulation de l'épaule, elles constituent des glandes sébacées multilobulaires.

Les glandes antébrachiales, présentes chez les deux sexes, sont localisées au tiers distal de l'avant-bras, sur la face interne glabre. En plus des tubes sudoripares présents chez tous les individus, on trouve chez le mâle de grandes cellules interstitielles ; chez la femelle, les cellules interstitielles sont pour la plupart remplacées par des adipocytes.

Des expériences de castration chez le mâle et d'injection de testostérone chez la femelle (ANDRIAMIANDRA et RUMPLER, 1968) ont mis en évidence le rôle de l'hormone mâle dans le développement de la glande brachiale et des éléments sudoripares de la glande antébrachiale.

J. J. PETTER, ayant eu l'attention attirée par un comportement de marquage semblable à celui de *L. catta*, a mis en évidence, chez *L. macaco*, sur le poignet d'un mâle, une petite région dénudée, à structure granuleuse, occupant la position d'une glande antébrachiale.

Une glande cutanée a récemment été mise en évidence, à la suite d'observations sur le comportement de marquage des mâles de *L. variegatus*. Cette glande, impaire, peu développée avant la puberté, est située sur la face antérieure du cou et présente plusieurs lobules sébacés (RUMPLER et ANDRIAMIANDRA, 1971).

Les coussinets plantaires et palmaires
(RAKOTOSAMIMANANA et RUMPLER, 1970 et 1971).

Les soles palmaires et plantaires de ces quadrupèdes arboricoles sont caractérisés par le fait que les coussinets n'occupent pas toute la surface de la main ou du pied et laissent entre eux de larges

Source : MNHN, Paris

surfaces granuleuses. Les verrues se rassemblent en îlots dont le coalescence aboutit à la formation de coussinets.

La phalange proximale du pouce ne porte que des verrues mal individualisées chez *L. catta* et *L. mongoz*, des îlots chez *L. macaco* et *L. fulvus*. Chez les plus évolués, comme *L. variegatus*, les îlots sont gros mais ne sont pas totalement fusionnés pour constituer un véritable coussinet Ir.

Les paumes des mains se révèlent plus évoluées dans la mesure où les îlots sont rares et tous les coussinets individualisés ; le thénar Th et le premier interdigital C1 sont fusionnés. Chez *L. variegatus*, les coussinets sont allongés proxodistalement, les coussinets étant prolongés par des îlots alignés en direction du centre de la paume.

Au niveau des soles plantaires, la région proximale est constituée par des verrues non coalescentes : le thénar et l'hypothénar proximal ne sont pas individualisés. Cependant, chez *L. variegatus*, les coussinets distaux sont allongés et prolongés vers le centre par de gros îlots. Dans la région proximale, les îlots sont plus ou moins agrégés. C1 et le thénar distal d'une part, et C4 et l'hypothénar distal peuvent fusionner et n'être séparés que par un pli de flexion.

Le coussinet phalangien de l'hallux It est habituellement présent mais constitué par un agglomérat d'îlots chez *L. catta*, de même que la partie tibiale du premier coussinet interdigital habituellement séparé en deux par un pli de flexion (fig. 48).

Les premières phalanges des orteils de *L. variegatus* portent deux séries de coussinets allongés sur leur face interne. Sur les deuxièmes phalanges, sur les pieds comme sur les mains, on trouve des îlots plus ou moins volumineux.

La forme même des coussinets présente un intérêt évolutif, les plus saillants étant considérés comme les plus primitifs. Or, c'est une nouvelle fois sur la main de *L. catta* qu'on trouve la disposition plésiomorphe, sous forme de bourrelets interdigitaux rappelant ceux des Insectivores. Les autres Lémurs possèdent des coussinets plus aplatis. Chez *L. variegatus*, ils sont beaucoup plus aplatis que chez toutes les autres formes.

Dans tous les cas, les *L. catta* sont caractérisés par la disposition la plus primitive par rapport aux autres formes actuelles. De plus, ils présentent la singularité d'avoir le pied entièrement glabre, contrairement aux autres dont le tiers proximal est poilu.

Inversement, *L. variegatus* se révèle nettement à part par le degré d'évolution beaucoup plus important dans la fusion des îlots en coussinets et l'aplatissement de ceux-ci.

Zones périnéale et circum-anale.

Ces régions montrent chez certaines formes une différenciation glandulaire plus ou moins marquée.

Chez *L. variegatus*, *L. catta* et *L. mongoz coronatus*, ces régions ne se distinguent que par la présence d'un poil plus court, porté par un tégument indifférencié.

Chez *L. m. mongoz* et *L. rubriventer*, les poils recouvrent un tégument plissé et glandulaire.

Cette différenciation atteint son maximum chez *L. macaco* et surtout *L. fulvus* chez qui un vaste triangle dépourvu de poils, basé sur un bourrelet transversal s'appuyant sur la vulve, s'étend autour de l'anus jusqu'à la racine de la queue. Ce triangle présente des bourrelets séparés par de profonds sillons riches en glandes cutanées utilisées pour le marquage du territoire. Il est à noter que cette fonction est remplacée chez *L. catta* où cette différenciation est absente, par les sécrétions des glandes brachiales et antébrachiales.

Genitalia externes,

Le pénis, cylindrique, se termine par un gland muni de quelques épines cornées latérales, percé par un orifice urétral vertical sous l'extrémité arrondie du *baculum*. L'ensemble, très constant, ne présente que des différenciations spécifiques de détail. Le *scrotum*, pendant, n'est glabre que chez *L. catta*.

Chez la femelle, le clitoris est généralement allongé et pendant, fendu longitudinalement du côté proximal par un sillon où débouche l'urètre. L'orifice vaginal, allongé sagittalement, est situé à la base

Source : MNHN, Paris

du clitoris qui contient souvent un os clitoridien simple. Chez *L. variegatus*, le clitoris est sensiblement différent, beaucoup plus court et épais, encadré par deux larges bourrelets à épithélium glandulaire. Chez *L. catta*, il existe un urètre clitoridien qui s'ouvre au niveau d'un méat urinaire transversal subterminal comme chez *Hapalemur* et les LORISIFORMES (Andriamiandra, 1971).

Mamelles.

Au nombre d'une paire à position pectorale chez la plupart des individus, les mamelles sont souvent au nombre de deux paires chez *L. variegatus*, la seconde paire se trouvant en position ventrale antérieure.

b. 2 — *Caractères squelettiques.*

Le crâne.

Les têtes osseuses des Lémurs actuels constituent un ensemble homogène qui ne diffère que par des détails dont il est malaisé de distinguer la variation individuelle de la variation spécifique. De forme générale allongée, ils présentent des orbites de relatives petites dimensions, un neurocrâne bas mais élargi au niveau des racines des arcades zygomatiques, avec un occipital nettement basculé en arrière et un néoccipital bien développé. La constriction post-orbitaire est faible et la face allongée. Le palais, étroit, se termine postérieurement par un bourrelet au niveau de la limite entre les deux dernières molaires L'arcade zygomatique, grêle, déborde peu les rebords orbitaires externes. La branche horizontale de la mandibule est basse, de hauteur constante tandis que l'apophyse coronoïde, aiguë, est souvent inclinée vers l'arrière et l'apophyse angulaire, pointue, a tendance à remonter.

Les espèces de Lémurs se différencient par leur taille décroissante de *L. variegatus* (crâne dépassant 110 mm) à *L. mongoz* (moins de 90 mm) et la forme générale du crâne : *L. variegatus* possède un museau allongé et pointu alors qu'il est plus court et haut chez *L. rubriventer* ; le neurocrâne allongé du premier, séparé de la région orbitaire par une forte constriction post-orbitaire, contraste avec la disposition qui s'observe chez *L. catta*. Cependant ces caractères passent par de nombreux intermédiaires chez les différentes espèces et le crâne de *L. variegatus* est le seul immédiatement reconnaissable par sa forme générale.

Les orifices malaires, le plus souvent dédoublés, sont de grande taille chez *L. variegatus* et *L. catta*, petits chez les autres espèces.

C'est surtout la pneumatisation des os du crâne qui fait l'objet d'une variation importante. Les sinus frontaux, peu étendus chez *L. variegatus*, se développent et soulèvent la région interorbitaire qui, dans les cas extrêmes, se raccorde à la région nasale par un triangle obtus. Peu renflée chez *L. fulvus*, la région frontale devient plus convexe chez *L. catta* et surtout chez *L. macaco*, *mongoz* et *rubriventer*. Les sinus présphénoïdaux et palatins qui manquent surtout chez *L. variegatus* et *L. catta* se développent chez *L. macaco* et *rubriventer* où ils s'ouvrent en arrière du maxillo-turbinal. Chez cette dernière espèce, les sinus forment quelquefois une saillie arrondie au niveau du plancher de l'orbite. Une clé de détermination des espèces de Lémurs actuels est donnée par Hill (1953) (tab. 23).

Tableau 23. — Lémurs — Clé de détermination basée sur les sinus (d'après Hill — 1953).

— pas de sinus palatin ou présphénoïdal	*L. catta* *L. variegatus*
— sinus présphénoïdal	*L. macaco*
— sinus palatin	*L. mongoz*
— sinus présphénoïdal et palatin	
. ne faisant pas saillie dans l'orbite	*L. fulvus*
. faisant saillie au niveau du plancher orbitaire	*L. rubriventer*

Source : MNHN, Paris

En réalité, même au sein d'une espèce, ces sinus varient considérablement d'extension suivant les individus considérés et suivant leur âge. Un crâne de *L. macaco* (B.M.N.H. — n° 35.1.8.63) présente des sinus palatins qui relèvent le plancher de l'orbite jusqu'au niveau du rebord orbitaire à l'aplomb de la racine de l'arcade zygomatique. Or les sinus, les frontaux en particulier, peuvent modifier considérablement l'allure générale du crâne, entraînant des confusions fréquentes dans la détermination.

De nombreux ossements de Lémuriens de tailles moyennes se trouvent associés aux restes des grands Prosimiens et Ratites subfossiles, dans tous les gisements de l'Ile. La plupart de ces formes se rattachent au groupe des Lémurs et on y a distingué trois espèces : *L. jullyi* Standing, 1904, cantonnés dans les gisements des Hauts Plateaux (Ampasambazimba), *L. insignis* Filhol, 1895, répartis dans les gisements du Centre et du Sud-Ouest, et *L. majori* Standing, 1908, connu par un unique crâne récolté à Ampasambazimba.

Les Lémurs subfossiles se distinguent immédiatement des formes actuelles, tout en ayant des ressemblances avec *L. variegatus*, par la taille d'abord (*L. insignis*, le plus petit des *Lemur* subfossiles a un crâne qui dépasse de 5 mm au moins celui de *L. variegatus*), la forme générale allongée du crâne et la réduction des sinus.

Cependant, les crânes des subfossiles comportent un curieux mélange de caractères plus évolués ou plus primitifs que chez les Lémurs actuels.

La présence de crêtes sagittales et occipitales très élevées, surtout chez *L. jullyi*, d'un processus paraoccipital saillant, de fortes arcades zygomatiques très bombées et ménageant une large fosse temporale, la très forte constriction post-orbitaire qui confère au neurocrâne un aspect piriforme caractéristique, le redressement marqué de l'occipital qui amène les condyles occipitaux à regarder davantage vers l'arrière, sont des caractères ancestraux associés à une capacité crânienne qui dépasse largement celle des Lémurs actuels : elle dépasse 36,5 cm³ pour *L. insignis* contre 33 cm³ pour celui de *L. variegatus* à peine plus petit et le poids du cerveau de *L. majori* a été estimé par Elliot-Smith (1908) au double de celui du plus grand des Lémurs actuels (respectivement 65 g et 33 g).

Les trous malaires sont grands, comme chez *L. variegatus* et la fosse lacrymale se trouve en position beaucoup plus postérieure que chez toutes les formes actuelles, au niveau du rebord orbitaire chez *L. insignis*.

La mandibule est plus massive et la hauteur de la branche horizontale augmente de l'avant à l'arrière. Les apophyses coronoïdes et angulaires, plus larges et arrondies, servent d'insertion à des muscles masticateurs beaucoup plus puissants que chez les représentants qui ont survécu jusqu'à notre époque.

Les dents.

La formule dentaire est typiquement lémuriforme : $I\frac{2}{2}, C\frac{1}{1}, P\frac{3}{3}, M\frac{3}{3}$.

Les incisives supérieures sont petites et séparées par un large diasthème médian où viennent s'encastrer, en position d'occlusion, les dents du peigne dentaire typique ($I_1 + I_2 + C$ très serrées et inclinées vers l'avant). Ces incisives sont portées par un prémaxillaire qui déborde la canine en avant mais qui ne présente qu'une très faible extension sur la portion du crâne puisque la branche montante, très grêle, atteint à peine le nasal.

Les canines constituent des crocs très longs, aplatis transversalement.

La première prémolaire P^2 est basse, monocuspide et aplatie transversalement.

La seconde, P^3, également monocuspide, est beaucoup plus haute et pyramidale, avec une crête qui relie le sommet de la cuspide au bord lingual.

Sur la dernière prémolaire P^4, au protocone externe plus bas que celui de la dent antérieure, s'ajoute une forte cuspide linguale qui élargit la dent dont le diamètre transverse est à peine plus petit que celui de la molaire qui lui fait suite. Il n'y a pas de *cingulum* lingual distinct.

Les molaires supérieures sont tricuspides mais du côté interne peuvent s'adjoindre deux petites cuspides, plus ou moins aiguës, un entocone mésial et un hypocone distal sur M^1, un entocone seulement sur M^2. La dernière molaire, plus petite, est réduite au trigone.

Source : MNHN, Paris

A la mandibule, le peigne est séparé par un diasthème de la première prémolaire P_3 monocuspide, aplatie transversalement. Lorsque la mâchoire est fermée, cette dent élevée, caniniforme, s'encastre au niveau du diasthème qui sépare C de P^2 et sa pointe vient se loger dans une dépression du palais qui borde la face linguo-postérieure de la canine supérieure.

La deuxième prémolaire P_3, la plus petite, a son unique cuspide bordée en arrière par une ébauche de talon. Ce talon se développe sur P_4 qui atteint presque la taille de M_1.

Les molaires sont de tailles décroissantes. Le paraconide du trigonide est absent et le protoconide est situé plus en avant que le métaconide moins développé auquel il est relié par une crête oblique. La talonide, à peine plus bas, porte un hypoconide externe bien marqué et un entoconide quelquefois à peine esquissé. Ces deux cuspides sont situées sur une crête périphérique qui limite un profond bassin central.

Les variations qui affectent les dents des Lémurs actuels sont de faible importance : les incisives peuvent être plus réduites (*L. macaco*), de même pour M^3.

Cependant deux espèces, *L. catta* et *L. variegatus*, sont bien distinctes par le très faible développement de l'entocone et de l'hypocone sur M^2. Chez *L. catta* M^1 est nettement plus petite que M^2, contrairement à la disposition trouvée chez tous les autres Lémurs, et ne porte qu'un *cingulum* lingual très grêle. M^3 est presque aussi grosse que M^1.

Chez *L. variegatus*, M^1, la plus grosse des molaires supérieures, porte un fort *cingulum* lingual qui n'est pas surélevé en cuspides. Il en est de même sur M^2 où le *cingulum*, surtout développé dans l'angle mésio-lingual, étire la dent dans cette direction. La dernière molaire montre l'état de réduction le plus avancé parmi les Lémurs.

Les Lémurs subfossiles possèdent des dents jugales beaucoup plus grosses et serrées que les formes actuelles. En effet, à partir de M^2, l'angle mésio-vestibulaire aigu dépasse, par l'extérieur, le niveau de l'angle extéro-distal de la dent précédente, réalisant un début de chevauchement beaucoup moins marqué chez les formes actuelles.

Du côté lingual, le protocone présente un développement relatif croissant chez *L. insignis*, *L. jullyi* et *L. majori*. Chez le premier, un fort espace triangulaire sépare deux dents contiguës du côté lingual. Chez le dernier, cet espace est beaucoup plus faible. Pour les trois formes subfossiles, le protocone de M^1 et M^2 est bordé par un très fort bourrelet cingulaire qui ne porte pas de cuspide. Chez *L. majori* P^4, presque aussi grosse que M^1, porte un bourrelet semblable. La dernière molaire supérieure est plus réduite chez *L. majori*.

Au niveau des molaires inférieures, le bassin du talonide est excentré du côté lingual et échancre profondément la crête de ce côté.

Les membres.

Les Lémurs actuels sont caractérisés par des membres antérieurs et postérieurs subégaux (indice intermembral II variant entre 97 et 113) et le tarse, qui ne représente guère plus du 1/10 de l'ensemble du membre, est peu allongé. A cette disposition correspond un mode de locomotion quadrupède arboricole avec des tendances plus ou moins grandes pour le saut et la marche sur le sol. L'indice brachial (IB) a été mis en relation avec l'aptitude au saut : il est plus grand chez les formes sauteuses chez qui le radius est allongé. Chez *L. mongoz* et *L. catta*, ce rapport est élevé. A l'inverse, il est le plus faible chez *L. variegatus*, forme plus lourde qui a mécaniquement des possibilités moindres de saut. Si la valeur de l'indice crural, très constante chez les Primates, est peu discriminante pour étudier la locomotion, l'indice intermembral (II) est beaucoup plus significatif : chez les formes arboricoles, l'augmentation de cet indice est associée à une perte des qualités de saut, une tendance accrue à la course quadrupède sur les branches horizontales ou à une diminution de l'activité. Les quadrupèdes arboricoles, dont *Lemur*, *Cebus* (Cébidés), *Cercopithecus* (Cercopithécinés) peuvent constituer des exemples, ont un II estimé par Walker (1971) compris entre 67,7 et 74,2. *L. variegatus*, forme lourde, se situerait au-delà de ces limites.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 24. — Lémurs — Indices des membres, d'après *WALKER 1971, **NAPIER et NAPIER 1967 et ***LAMBERTON 1946.

	IB = indice brachial	IC = indice crural	II = indice intermembral
* Grimpeurs verticaux-sauteurs			49,2-67,4
* Quadrupèdes arboricoles			67,7-74,2
* Grimpeurs lents			83,7-94,7
** Quadrupèdes arboricoles et terrestres	91-113	86-104	83-100
** *Lemurs* s.l.	99-113	90-96	68-72
*** *Lemurs variegatus*	97	89,3	91,4
*** Lémurs subfossiles	113,9	89,5	91,4

Les os subfossiles des membres attribués au genre *Lemur* s.l. contrastent fortement avec ceux des formes actuelles, y compris *L. variegatus* dont ils sont voisins par la longueur. Ils se distinguent par leur plus grande robustesse, avec un périmètre transversal beaucoup plus grand. Les indices brachial et crural sont à peu près contenus dans l'éventail des variations de ces indices chez les formes actuelles (tab. 24). Cependant la structure du membre antérieur (IB = 113,9) se rapproche davantage de *L. catta* (IB = 110,1), forme à habitudes plus terrestres, que de *L. variegatus*, typiquement arboricole (IB = 97). L'index intermembral (II = 91,4) est beaucoup plus élevé que celui des Lémurs actuels, y compris *L. variegatus* (II = 76,1) et traduit, en valeur relative, un raccourcissement du membre postérieur par rapport à ce dernier.

Compte tenu de l'indice brachial et de certains détails anatomiques des membres, la valeur élevée de l'indice intermembral a été interprétée, non pas comme exclusivement associée à un mode de locomotion arboricole quadrupède lent comme chez les Lorisidés, mais comme révélateur d'un type quadrupède non sauteur permettant un déplacement sur le sol à la manière des Cynocéphales (KYOU-JOUFFROY 1960), ou des Papios (WALKER, 1971). Les convergences soulignées par Lamberton (1939) entre le tarse (calcaneum, astragale et scaphoïde) des *Lemur* subfossiles et des *Archaeolemur*, autres LÉMURIFORMES subfossiles malgaches, seraient liées à un mode de locomotion cercopithécoïde.

b.3 — *Caractères anatomiques et biologiques.*

L'étude des caractères anatomiques et biologiques montre une très grande uniformité dans le groupe, avec des singularités qui affectent indépendamment deux espèces, *L. variegatus* et *L. catta*. Parmi les particularités, on peut citer :

L. variegatus.

La présence d'un sac laryngo-trachéal (KOLLMANN et PAPIN, 1929). Cette petite bourse de 2 à 3 cm de long, qui s'ouvre entre le larynx et la trachée, au niveau d'une échancrure du premier anneau de la trachée, s'étend entre celle-ci et l'œsophage jusqu'au 8e anneau trachéal. Il est dépourvu de musculature et son rôle, peut-être vocal, est mal défini. On ne retrouve des dispositifs semblables que chez *Indri* où le sac, de morphologie très semblable, possède une sangle musculaire basale, et chez *Micro-*

Source : MNHN, Paris

cebus chez qui de vastes sacs trachéaux se prolongent dans un rudiment de *patagium* et débouchent par un tube rétrotrachéal dont l'homologie avec le conduit laryngo-trachéal est douteuse.

Du point de vue biologique, les *L. variegatus*, cantonnés aux forêts denses du Nord-Est, se distinguent par un mode de vie typiquement arboricole avec une activité plus crépusculaire que leurs congénères. Ils vivent en groupe familiaux moins denses, de 2 à 4 individus (Petter, 1962) et seuls les mâles manifestent une discrète activité de marquage. Les cris, peu variés, peuvent être forts. Le régime alimentaire est moins omnivore, la proportion de feuilles et de fruits l'emportant largement sur celle des Insectes et autres aliments d'origine animale. Les jeunes ne sont pas portés transversalement sous le ventre de la mère comme chez les Lémurs typiques, mais sont saisis entre les dents par la peau du flanc, comme chez les Cheirogaléinés et Lépilemur (Petter-Rousseaux, 1963). C'est la seule espèce qui construit un nid pour abriter le jeune qui naît à un stade beaucoup plus prématuré, nu et les yeux fermés.

L. catta.

A côté de particularités anatomiques qui montrent parfois la persistance de caractères peu évolués (système réticulé ovarien comme chez *Hapalemur*, indice d'encéphalisation EE = 429, celui-ci étant compris entre 447 et 642 pour les autres Lémurs — Bauchot et Stephan, 1966), ou au contraire très évolués (pharynx, zone fovéale différenciée sur la rétine), c'est surtout par leur éco-éthologie que les *L. catta* sont remarquables.

A l'inverse des précédents, *L. catta* est le plus diurne des Lémurs et se rencontre dans les savanes arborées du Sud-Ouest de l'île, souvent dans des sites rocheux. Il passe une large partie de son temps sur le sol (20 %) et il n'est pas rare de le voir sautiller sur ses deux pattes postérieures.

Le marquage du territoire est très développé et se pratique non seulement avec les glandes brachiales et antébrachiales, mais également, comme chez la plupart des autres Lémurs, par la région ano-génitale.

Le régime alimentaire est très riche en fruits. Les structures sociales dépassent la famille et les *L. catta* se rencontrent en bandes d'une dizaine d'individus dont plusieurs mâles adultes. Le jeune est également transporté de manière particulière : il est porté sous la femelle mais orienté longitudinalement pendant les premiers jours, puis ultérieurement sur le dos.

Ainsi parmi les Lémurs actuels, trois groupes bien distincts apparaissent. C'est pourquoi, plusieurs auteurs ont voulu marquer ces différences dans la classification. Gray, 1872, distingue trois sous-genres :

Lemur cf. *L. catta*
Varecia cf. *L. variegatus*
Prosimia cf. autres Lémurs

Si l'isolement de *L. catta* a peu été suivi, les études écologiques ont au contraire amené à augmenter l'éloignement de *L. variegatus* et à distinguer nettement le genre *Varecia* des autres *Lemur* (Petter, 1962). D'autre part, ces mêmes études ont favorisé le regroupement des espèces de comportements semblables et de distributions complémentaires : c'est ainsi que les diverses variétés de *L. fulvus* Geoffroy, 1812, ne sont plus considérées que comme des sous-espèces de *L. macaco* Linnaeus, 1766 par de nombreux naturalistes de terrain.

Des études immunologiques et biochimiques permettent de définir certaines relations entre les très nombreuses variétés. Les études hématologiques ont mis en évidence chez *Lemur* une très grande variabilité des tranferrines : en particulier *L. fulvus* présenterait au moins 66 phénotypes différents sous la dépendance de onze allèles (Nute et Buettner-Janusch, 1969).

L'hémoglobine présente deux composants chez *L. variegatus* et *L. catta* et un seul, identique, chez les autres espèces (Buettner-Janusch, 1963).

L'étude des caryotypes, reprise récemment par Rumpler, apporte des précisions intéressantes sur le groupe.

Source : MNHN, Paris

Les caryotypes des Lémurs.

L'étude des caryotypes s'attache au nombre et à la morphologie des chromosomes qui sont spécifiques. Chaque chromosome est constitué par deux chromatides parallèles réunies au niveau d'un centromère dont la position, fixe par rapport aux deux bras, est caractéristique. Le chromosome est qualifié de médiocentrique, submédian ou acrocentrique suivant que le centromère est plus excentré. Ce n'est que récemment que les techniques cytologiques ont permis de mettre en évidence, avec une précision suffisante, les chromosomes. En général, les divisions mitotiques qui s'opèrent dans les cultures de tissus (rein, peau, leucocytes) sont bloquées par la colchicine au stade métaphasique où les chromosomes, spiralés, sont réunis en une plaque équatoriale, puis étalés par un traitement hypotonique. Cependant, la spiralisation plus ou moins importante des chromatides ne permet pas des mesures de longueurs absolues d'une plaque à l'autre, ni même, quelquefois, du centre à la périphérie d'une même plaque.

Les chromosomes sont présents sous forme de paires d'éléments identiques (autosomes) à l'exception de la paire sexuelle (gonosomes) qui est constituée chez le mâle par deux chromosomes distincts, un chromosome X et un chromosome Y, et chez la femelle, par une paire de chromosomes X. Le nombre total de chromosomes, diploïde, est noté 2N. Chez les Primates, 2N varie dans les limites étroites, étant compris entre 34 et 72 avec des exceptions aux deux extrêmes (*Urogale* 2N = 26, *Tarsius* 2N = 80). Pour les Lémuriens, 2N est en général compris entre 44 et 66 mais chez *Galago senegalensis*, il n'atteint que 38 chromosomes.

Or, d'une manière générale, on constate que les formes considérées comme primitives ont un nombre de chromosomes plus grand que les formes spécialisées. Cependant, l'étude des quantités d'acides nucléiques fixés sur les chromosomes montre que celles-ci varient peu dans un groupe donné où la masse d'éléments chromosomiques reste donc constante. D'autre part, cette réduction en nombre s'accompagne de l'apparition de chromosomes médiocentriques ou submédians, au détriment des acrocentriques. Ainsi l'évolution se traduit par une modification du nombre et de la forme des chromosomes.

Les cytologistes se sont donc attachés à définir les mécanismes compatibles avec de telles transformations.

Deux mécanismes principaux semblent intervenir dans la modification de la forme. Au cours d'une « inversion péricentrique » (fig. 38) la translocation du bras d'un chromosome acrocentrique, si elle est accompagnée de la soudure du fragment à l'autre extrémité du chromosome, donne naissance à un chromosome médian ou submédian. Une « translocation réciproque » sur deux chromosomes non homologues, avec échange de fragments sur les bras affectés par la translocation, aboutit à la modification de la longueur relative de ceux-ci. Si cette translocation réciproque affecte deux chromosomes acrocentriques au voisinage du centrosome, on peut obtenir deux nouveaux chromosomes médiocen-

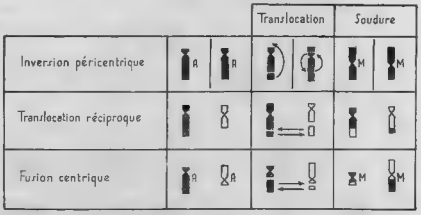


FIG. 38. — Principaux mécanismes modifiant la morphologie des chromosomes.
A : *acrocentrique* — M : *médiocentrique ou submédian.*

Source : MNHN, Paris

triques ou submédians, de tailles très inégales. Ce type d'accident semble probable car les caryotypes montrent souvent l'association de grands et de petits chromosomes médiocentriques. Si le petit chromosome est presque dépourvu de matériel génique, il peut être perdu sans inconvénient et on a apparemment la fusion de deux chromosomes acrocentriques, avec élimination d'un centrosome : c'est la « fusion centrique ». Si ce mécanisme est réalisé dans une lignée, la somme des bras des chromosomes médiocentriques, submédians et acrocentriques qui constitue le « nombre fondamental » (NF) devrait rester constante. C'est souvent effectivement le cas, en particulier pour le genre *Lemur*.

La fusion centrique aboutit à une réduction du nombre de chromosomes et rend compte, semble-t-il de la majorité des variations du nombre des chromosomes dans un groupe donné. Cependant, il n'est pas exclus que certaines formules chromosomiques anormalement élevées soient la conséquence d'un dédoublement de certains chromosomes par « fission centrique » (Mattey, 1964). La polyploïdie semble exclue chez les Primates chez qui la quantité de chromatine varie peu.

Pour les genres *Lemur* et *Hapalemur*, les formules chromosomiques se déduisent simplement les unes des autres par fusions centriques comme l'avaient établi Bender et Chu (1963) et l'a confirmé Rumpler (1971) (fig. 39). En effet, le nombre fondamental est constant : NF = 64. Le caryotype le plus primitif est représenté par certaines variétés de *L. fulvus* à 2 paires de chromosomes submédians.

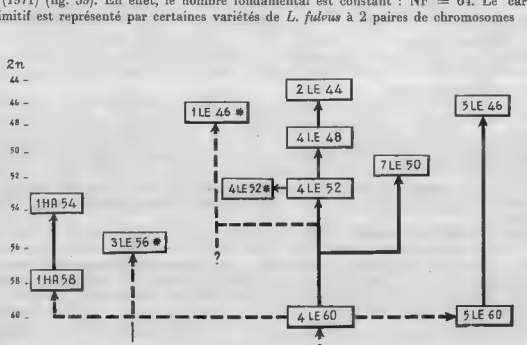


Fig. 39. — Lémurs actuels et Hapalémurs — Phylogénie basée sur les caryotypes (*Le code des espèces est suivi de* 2N) (*d'après* Rumpler 1971 *modifié*)

2 LE 44 : *Lemur macaco*	1 LE 46 : *Varecia variegata*
4 LE 48 : *Lemur m. collaris*	3 LE 56 : *Lemur catta*
4 LE 52 : *Lemur m. collaris*	5 LE 46 : *Lemur mongoz coronatus*
4 LE 60 : *Lemur m. sanfordi*	5 LE 60 : *Lemur mongoz mongoz*
« « « *Lemur m. albifrons*	7 LE 50 : *Lemur rubriventer*
« « « *Lemur m. rufus*	1 HA 54 : *Hapalemur griseus olivaceus*
« « « *Lemur m. fulvus*	1 HA 58 : *Hapalemur griseus griseus*
« « « *Lemur m. collaris*	
« « « *Lemur m. macaco*	

Hybridation possible, *Hybridation impossible,* *Filiation théorique,* * *Chromosome* × *submédian*

Source : MNHN, Paris

Ces deux paires de grande taille et de forme bien caractérisée se retrouvent morphologiquement représentées chez tous les *Lemur* et *Hapalemur* à l'exception de *L. catta* qui, à côté d'autres chromosomes résultant de fusions centriques (2N = 56), ne possède que l'une des deux paires précitées. Il faudrait donc admettre que *L. catta* s'est différencié précocement avant l'apparition du deuxième chromosome caractéristique des autres *Lemur*. L'étude des caryotypes de *Hapalemur* laisse cependant supposer que *L. catta* et *Hapalemur* dérivent d'une souche à 2N = 60.

Les *Hapalemur griseus* ont une garniture chromosomique qui comprend les non acrocentriques suivants :

— 1 paire commune à tous les Lémurs y compris *L. catta*
— 1 paire commune à tous les Lémurs à l'exception de *L. catta*
— 1 paire (*H. g. olivaceus* : 2 N = 58) ou 3 paires (*H. g. griseus* : 2N = 54) spécifiques.

La logique voudrait que *H. griseus* dérivat du groupe *L. macaco* à 2N = 60 ou de *L. mongoz mongoz*. Or, nous verrons qu'il existe chez *Hapalemur* de très nombreux caractères qui évoquent *L. catta* et qui font que cette espèce pourrait se situer non loin d'un ancêtre souche des *Hapalemur*. Nous sommes donc en présence :

— soit d'un parallélisme évolutif qui affecte les caractères morphologiques et anatomiques (glandes brachiales et antébrachiales, *genitalia* externes, dents...), ou les chromosomes (réalisation morphologique de la deuxième paire de chromosomes submédians présents chez *L. macaco* à 2N = 60)
— soit d'une modification secondaire qui atteint chez *L. catta* le deuxième chromosome caractéristique des genres *Lemur s.l.* et *Hapalemur*.

Nous sommes convaincus que dans ce cas, la dernière solution est de loin la plus vraisemblable. En effet, la détermination individuelle des chromosomes est une opération délicate car on ne peut opérer des comparaisons directes d'une plaque métaphasique à une autre, par suite d'une spiralisation plus ou moins importante des chromatides. C'est la valeur du rapport entre les mesures des deux bras, de part et d'autre du centromère, qui est significative. Les mensurations se faisant sur des éléments de très petite taille, au contour mal défini par suite du fort agrandissement, il en résulte une très grande imprécision. Mais surtout, les chromosomes font l'objet de transformations morphologiques sous l'action d'autres mécanismes que la fusion centrique, en particulier l'inversion péricentrique et la translation réciproque. La réalité du premier de ces phénomènes est attestée par l'existence d'un chromosome X submédian chez *L. catta*, *L. variegatus* et une forme de *L. m. collaris*.

D'autre part, l'une des paires de chromosomes de *L. catta* ressemble à l'une des paires de *L. macaco* à 2N = 52. Il semble bien que nous soyons en présence d'une même fusion centrique acquise dans deux lignées différentes, ce qui correspond à un parallélisme morphologique affectant les chromosomes. Ce phénomène ne doit pas surprendre car le nombre des chromosomes est relativement faible et la réalisation d'une formule chromosomique donnée est beaucoup plus probable que la réalisation d'un caractère corporel produit par modification des chaînes moléculaires des gènes.

Cependant les autres Lémurs constituent-ils un groupe homogène ? Il est très probable que les diverses variétés de *L. fulvus* et *L. macaco* chez qui le caryotype s'enrichit d'une nouvelle paire de chromosomes médiocentriques ou submédians à chaque fois que 2N diminue de 2, constituent une lignée naturelle. Toutes ces formes s'hybrident entre elles, les hybrides présentant des caryotypes intermédiaires entre ceux des parents avec éventuellement une ou plusieurs pseudopaires de chromosomes constituées par un médiocentrique et deux acrocentriques (*L. macaco macaco* x *L. fulvus fulvus*). Ces faits justifient la réalité de la fusion centrique et constituent un très fort argument pour étayer l'hypothèse de Petter pour qui *L. macaco* et *L. fulvus* ne constituent qu'une espèce unique.

Il faut remarquer que des variations importantes dans la morphologie des chromosomes n'entraînent pas nécessairement de variations phénotypiques : *L.macaco collaris* à barbe rouge possède un caryotype qui varie de 2N = 60 à 2N = 48.

Sur le tronc principal des *L. macaco* s.l. (fig. 39) se branchent deux variations : une forme *L. m. collaris*, reconnaissable à sa barbe blanche, se distingue par l'acquisition d'un gonosome X médiocentrique. Cette transformation semble résulter d'une simple inversion péricentrique. Dans le caryotype de *L. rubriventer* (2N = 50), on retrouve les deux paires de chromosomes des *L. macaco* à 2N = 60

Source : MNHN, Paris

mais seulement un certain nombre de ceux présents chez les *L. macaco* à 2N = 52 : l'espèce *L. rubriventer* se serait différenciée du tronc *L. macaco* avant la réalisation des caryotypes des *L. m. collaris* à 2N = 52.

Parmi les *L. mongoz*, il existe une forme *L. m. mongoz* qui présente un caryotype semblable par le nombre et la forme des chromosomes à celui de certains *L. macaco* à 2N = 60. Cependant il existe entre les deux espèces une barrière génique qui rend toute hybridation non viable. *L. mongoz coronatus* à 2N = 46 comporte sept nouvelles paires de chromosomes non acrocentriques, différentes de celles présentes chez les *L. macaco* à faible nombre diploïde.

Le cas de *L. variegatus* est plus complexe : 2N = 46 traduit un nombre de fusions centriques élevées qui donne naissance à 9 paires de chromosomes non acrocentriques qui se répartissent de la manière suivante :

— 2 paires communes à tous les Lémurs à l'exception de *L. catta*

— 3 paires communes aux *L. macaco* s.l. à 2N inférieur ou égal à 52 (il n'est pas exclus qu'une ou deux paires soient en réalité semblables à celles de *L. rubriventer*, mais les submédians se ressemblent beaucoup et leur reconnaissance est malaisée).

— 4 paires spécifiques.

L. variegatus se serait détaché du tronc ayant donné les *L. macaco* à un moment où la morphologie de ce type n'était peut-être pas encore réalisée, à partir d'un caryotype à 2N = 54. Ceci implique donc que dans le cas particulier l'évolution chromosomique ait précédé l'évolution phénotypique : c'est par isolement et spécialisation d'une souche à 2N = 54 que c'est opérée la genèse de *Varecia*, le reste de la population des Lémurs à 2N variant de 54 à 64 se différenciant ultérieurement en *L. macaco*, *L. mongoz* puis *L. rubriventer*. Une autre hypothèse consisterait à admettre que *Varecia* s'est isolé précocement à partir d'un caryotype à 62 chromosomes et aurait acquis, par fusions centriques convergentes, les trois paires de chromosomes également présentes chez les *L. macaco* à caryotypes évolués et les quatre paires originales. Ce parallélisme évolutif paraît improbable aux cytologistes, pour un si grand nombre de chromosomes tout au moins.

L'étude des caryotypes des *Lemur* et accessoirement des *Hapalemur* qui constituent un groupe homogène bien circonscrit, appelle les remarques suivantes :

— Il existe une variabilité intraspécifique chez certains Lémurs (*L. macaco collaris* : $48 \leqslant 2N \leqslant 60$) sans influence phénotypique marquée :

— deux espèces non hybridables peuvent présenter un caryotype identique (*L. macaco* et *L. mongoz* à 2N = 60) ;

— des chromosomes morphologiquement semblables peuvent se former par des mécanismes différents et des chromosomes initialement semblables peuvent être ultérieurement modifiés (*L. macaco* et *Hapalemur*, *L. macaco* et *L.variegatus*).

C'est dire combien la méthode caryologique doit être maniée avec précaution quant aux conclusions phylogénétiques qui peuvent en être tirées, et qu'elle devient d'application de plus en plus délicate pour des groupes taxonomiquement de plus en plus élevés. En fait, il s'agit également d'une méthode morphologique mais où la fréquence des parallélismes ou convergences est plus grande par suite du nombre relativement faible des combinaisons possibles.

Lémurs subfossiles.

L'étude des moulages endocrâniens des trois espèces définies pour les *Pachylemur* montre l'existence d'un encéphale relativement plus volumineux que chez les formes actuelles. Chez *P. majori*, les circonvolutions semblent mieux différenciées, en particulier le *sulcus centralis* qui subdivise latéralement le lobe temporal.

c) — Conclusion.

Parmi les Lémurs s.l. actuels, trois groupes se distinguent :

Source : MNHN, Paris

— *L. variegatus*
— *L. catta*
— *L. mongoz, macaco s.l.* et *rubriventer.*

Les caractéristiques du premier nous semblent suffisamment originales pour permettre de l'élever au niveau d'un genre, *Varecia* Gray, 1863, qui s'est probablement différencié précocement de la souche des Lémurs.

L. catta est certainement à part et, lui aussi, précocement isolé, mais nous semble encore représentatif du genre *Lemur.*

Les trois formes subfossiles, si elles sont apparentées à *Varecia*, s'en distinguent nettement par les membres et la distinction du genre *Pachylemur* Lamberton 1946 semble justifiée.

La figure 40 synthétise ces filiations présumées mais signalons que les *Pachylemur* ne sont pas les seules formes de Lémurs subfossiles (Lamberton 1939). Les gisements du centre ont fourni, à côté des *Pachylemur* de grande taille, des os des membres d'une forme ressemblant à *Varecia* par la taille mais certainement plus grêle, et d'autres ayant vraisemblablement appartenu à des *L. macaco* ou *L. mongoz* subfossiles. Dans le Sud-Ouest, aux ossements *L. insignis* sont associés des os des membres assimilables à ceux des *L. macaco rufus.* Dans la grotte d'Ankazoabo, ont été découverts des fragments de maxillaires qui appartiennent certainement à *L. catta.* Ces deux dernières espèces sont encore actuellement largement représentées dans la région.

Au cours du Quaternaire, les Lémurs s.l. étaient représentés par des formes plus diversifiées que maintenant car à plusieurs formes de taille moyenne qui ont survécu, s'ajoutaient des formes massives, elles-mêmes variées, les *Pachylemur,* qui ont disparu au moment du déclin général de la faune subfossile.

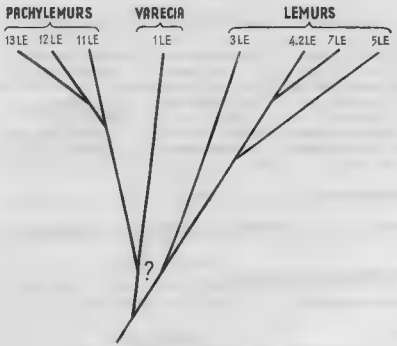


Fig. 40. — Lémurs — Esquisse phylogénétique.
1 LE : *Varecia variegata*, 3 LE : *Lemur catta*, 4-2 LE : *Lemur macaco*, 5 LE : *Lemur mongoz*, 7 LE : *Lemur rubriventer*, 11 LE : *Pachylemur insignis*, 12 LE : *Pachylemur jullyi*, 13 LE : *Pachylemur majori.*

Source : MNHN, Paris

A.2 — *LES LEMURIDES* GRAY, 1821.

Au départ nous retiendrons la subdivision en deux sous-familles, les Lémurinés et les Cheirogaléinés (tab. 21) comprenant respectivement trois genres chacune (tab. 22 et 25).

TABLEAU 25. — Lémuridés — Caractères distinctifs des genres.

	Lémuridés GRAY, 1821			
	Cheirogaléinés GRÉGORY, 1915			Lémurinés MIVART, 1864
	Cheirogaleus GEOFFROY, 1812	*Microcebus* GEOFFROY, 1828	*Phaner* GRAY, 1870	*Lemur* *Hapalemur* *Lepilemur*
P^2 P^4	petite. étroite.	petite. large.	caniniforme. étroite.	(cf. tab. 22).
Molaires supérieures. M^1-M^2	cuspides arrondies. sans hypocone.	cuspides pointues. avec hypocone.	cuspides pointues. petit hypocone.	
Échancrure des choanes	en arrière de M^3	en arrière de M^3	au niveau de M^3	
Rétrécissement post-orbitaire.	2 fois la largeur interorbitaire.	4-5 fois la largeur interorbitaire.	3-4 fois la largeur interorbitaire.	
Foramen magnum	rond ou plus large	plus haut que large.	rond.	
Bulles auditives	presque rondes, dépassant vers l'arrière le niveau du *foramen magnum*.	allongées, ne dépassant pas vers l'arrière le niveau du *foramen magnum*.	allongées, dépassant vers l'arrière le niveau du *foramen magnum*.	

a) — ANALYSES TYPOLOGIQUES.

L'analyse factorielle et la classification automatique par la variance portent sur 114 Lémuridés et 33 variables.

1. — *Analyse factorielle des correspondances.*

1-1. *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	41,8	14,1	12,1	7,1	5,9
		78			

La représentation est bonne dans un espace à 3 dimensions, avec une nette prédominance de l'axe I.

Source : MNHN, Paris

1-2. *Les 33 points-variables.*

Axe I.

Variables de la région orbitaire.

Ce sont une nouvelle fois les variables qui différencient le mieux les genres car elles sont très excentrées. Le fait d'avoir de grandes orbites (largeur et hauteur de l'orbite LOR, HOR) est associé à la possession de trous optiques rapprochés (largeur bioptique LOP faible) et d'un espace interorbitaire réduit (point LIO éloigné). La distance exterorbitaire (LEO) reste intermédiaire : quand une forme a de gros yeux, l'accroissement des orbites se fait surtout au détriment de l'espace interorbitaire et secondairement par écartement des arcs orbitaires.

Cette disposition contraste fortement avec celle observée sur l'analyse factorielle des *Lemur* où les variables orbitaires, bien corrélées, s'opposaient globalement aux variables faciales suivant l'axe I.

Variables de la face.

Les variables liées à la longueur du massif facial (longueur du palais PAL, arcade dentaire ARD, nasion-prosthion NAP) se projettent sur le demi-axe opposé à celui où se projettent les variables liées à la dimension des orbites (LOR, HOR) et les variables du neurocrâne. La hauteur de l'ouverture nasale (HNE), également liée à la longueur du massif facial, est très excentrée, sur les trois axes. Par contre, les variables associées à la largeur du massif facial (largeur du palais LM2 et largeur de l'ouverture nasale LNE) sont regroupées en position centrale.

Variables du neurocrâne.

Certaines de ces variables comptent parmi les plus excentrées : un grand développement de l'écaille occipitale (OLB) s'oppose à une grande extension des pariétaux (BRL) et de la hauteur du trou occipital (HFM). Ces deux dernières variables étant opposées suivant l'axe III, la diminution de la valeur de la grandeur choisie pour mesurer la hauteur de l'occipital peut se faire par extension des pariétaux et recul du lambda, ou par augmentation de la hauteur du *foramen magnum*, ou par combinaison de ces deux variables.

Les variables groupées sont légèrement décentrées, surtout celles qui correspondent aux largeurs (largeur bistylo-mastoïdienne LSM, largeur bipost-glénoïdienne LPG...) tandis que celles qui sont liées aux longueurs se projettent près de l'origine (nasion-basion NAB, nasion-opisthocrânion NAO, nasion-lambda NLC).

L'axe I est, comme chez les LORISIFORMES, essentiellement à signification orbitaire.

Axe II.

Variables orbitaires.

Elles sont peu discriminantes suivant l'axe II sur lequel elles se projettent non loin de l'origine. Seule la largeur bioptique (LOP) s'en écarte sensiblement.

Variables faciales.

Les variables faciales sont toutes excentrées, à l'exception de la hauteur de l'ouverture nasale (HNE), du côté où se projettent les variables mesurant les largeurs de l'arrière-crâne : à un neurocrâne aplati et large correspond un museau allongé (nasion-prosthion NAP). La longueur du palais (PAL) et de l'arcade dentaire (ARD) sont fortement dissociées, la première, plus excentrée, faisant l'objet d'une beaucoup plus grande variation relative : chez les Lémuridés, le palais est plus ou moins allongé car il se termine en avant ou en arrière du niveau des dernières molaires M^3.

Source : MNHN, Paris

Variables du neurocrâne.

Les variables du neurocrâne se projettent en deux ensembles de part et d'autre de l'origine. Du côté des variables faciales, se projettent, en position extrême, les variables mesurant la lame basale (largeur biovale LOV et largeur bicondylienne antérieure LBA) puis les largeurs de la région condylaire (largeur bipostglénoïdienne LPG, largeur bicondylienne LBC) et enfin, non loin de l'origine, la largeur bipariétale (LBP).

Du côté opposé, on trouve les variables liées aux longueurs et hauteurs du neurocrâne : longueur des frontaux en position excentrée (nasion-bregma, arc et corde , NAB et NBC, très corrélés) et nasion-opisthocranion (NAO), hauteur du neurocrâne (HCA) et basion-bregma (BBR). Une largeur frontale élevée (LFR) est associée à une grande extension sagittale des frontaux. Cependant la grandeur nasion-basion (NAB) est l'une des plus constantes dans le groupe. C'est le point le plus voisin de l'origine dans le premier espace tridimensionnel.

Axe III.

La distribution des points-variables par rapport à l'axe III est dominée par la situation excentrée de BRL qui correspond au développement sagittal des pariétaux. Du même côté, on trouve NLA et NLC qui mesurent la distance nasion-lambda suivant l'arc et la corde, bien que les frontaux, qui interviennent dans ces mesures, aient leurs points-variables NBA et NBC situés du côté opposé.

Toutes les variables orbitaires se projettent également du côté opposé à BRL, tandis que les variables faciales sont centrales.

Parmi les autres variables du neurocrâne, seules deux d'entr'elles sont excentrées : la largeur frontale (LFR) et la hauteur du *foramen magnum* (HFM).

Conclusion.

Schématiquement, trois ensembles de points, approximativement situés dans le premier plan factoriel (axes I et II) constituent les trois sommets d'un triangle (fig. 41) : ce sont respectivement

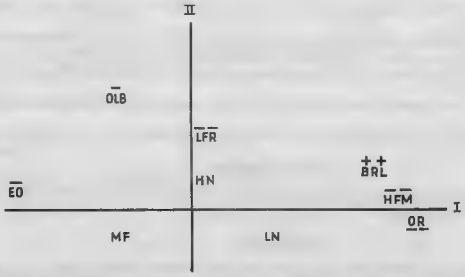


Fig. 41 — Lémuridés — Analyse factorielle des correspondances — 114 observations — 33 variables. Stéréogramme simplifié des principales variables.
(les signes — et + indiquent l'altitude par rapport au plan factoriel qui contient HN — MU — LN)
HN : *hauteur du neurocrâne*, LN : *longueur du neurocrâne*, MF : *massif facial*
EO : *écartement des orbites*, OR : *dimensions des orbites*, OLB : *hauteur de l'écaille occipitale.*
BRL : *bregma lambda*, HFM : *hauteur du foramen magnum*, LFR : *largeur frontale.*

Source : MNHN, Paris

les « largeurs et les hauteurs du neurocrâne » LN et HN et enfin les points-variables liés à l'extension du museau MF. Un second triangle, parallèle au premier passe par les points-variables orbitaires, « dimensions des orbites » (HOR, LOR) et leur écartement (LIO et LOP), et le développement de l'écaille occipitale (OLB). Un troisième triangle, orthogonal aux deux premiers, a ses sommets constitués par l' « extension sagittale et transversale des frontaux » (LFR, NBA, et NBC) et la « hauteur du *foramen magnum* » (HFM).

C'est par rapport à ces ensembles principaux que se distribuent les Lémuridés.

1-3. *Les 114 points-observations.*

Les genres apparaissent bien isolés et se répartissent en quatre nuages bien séparés : les Cheirogaléinés (*Microcebus*, *Cheirogaleus* et *Phaner*), *Lemur*, *Hapalemur* et *Lepilemur*.

Les Lémurinés.

Les trois genres classiquement distingués, *Lemur* (LE), *Hapalemur* (HA) et *Lepilemur* (LP) sont répartis en trois nuages très éloignés, séparés dans le premier espace factoriel à 3 dimensions suivant deux directions principales, l'axe I (LE, HA-LP) et l'axe III (HA-LP). L'axe II joue un rôle secondaire au sein des Lémurinés mais oppose ceux-ci aux Cheirogaléinés.

Les Lémurs s.l. (LE).¶

Comme le genre *Microcebus*, le genre *Lemur* s.l. présente un nuage sensiblement de révolution autour de l'axe I mais à l'extrémité opposée, par suite de la présence :

— d'un neurocrâne relativement réduit par rapport à la face ; chez les Lémurs typiques actuels, la hauteur de l'écaille occipitale (OLB) augmente au détriment de la hauteur du *foramen magnum* et de l'extension sagittale des pariétaux ;

— d'une face longue avec palais assez court par rapport à l'arcade dentaire : le rebord palatin se situe environ au niveau de la limite M^2-M^3 ;

— d'orbites de dimensions relativement faibles et écartées.

Le nuage de points est polarisé, les formes au crâne le plus allongé, *Varecia* et *Pachylemur* se situant à l'extrême sur un axe légèrement oblique par rapport à l'axe II et passant par les point LFR et PAL : la constriction post-orbitaire est plus forte, les frontaux étendus, le museau plus allongé ; ce même gradient était disposé suivant l'axe I, dans l'analyse consacrée aux seuls Lémurs s.l.

Hapalemur (HA).

En situation moyenne par rapport à l'axe I, le nuage des *Hapalemur* constitue avec ceux de *Lepilemur* et de *Cheirogaleus* un triangle dont le plan est perpendiculaire à l'axe I.

Surtout opposés aux *Cheirogaleus* par l'existence d'un rétrécissement post-orbitaire peu marqué et d'un neurocrâne élevé, les *Lepilemur* et *Hapalemur* sont séparés dans l'espace à trois dimensions d'après leur situation par rapport au point BRL lié à l'extension sagittale des pariétaux. Chez *Hapalemur*, la voûte pariétale est très allongée au détriment de l'écaille occipitale (OLB) très basse. L'ensemble du neurocrâne est allongé, le massif facial court et les orbites modérément grandes.

Lepilemur (LP).

Le nuage figurant les *Lepilemur* est très étendu, en particulier suivant l'axe II.

Ce genre se distingue de *Hapalemur* suivant l'axe III par l'architecture de la voûte crânienne : le nuage se trouve en position éloignée des points-variables liés à des grandeurs où intervient la longueur des pariétaux : BRL, NLA et NLC. La distance opisthion-lambda (OLB) est assez faible mais rend mal compte de la hauteur réelle de l'écaille occipitale car la hauteur du *foramen magnum* (HFM) est grande.

Le neurocrâne, en général globuleux, peut, dans certains cas extrêmes, devenir très étroit, en

Source : MNHN, Paris

particulier pour quelque formes de *L. ruficaudatus* (2LP), bien que ce soit précisément dans cette même espèce, très variable, qu'on trouve les représentants aux crânes les plus larges et les plus aplatis. *L. mustelinus* (1LP) apparaît plus homogène. Il est curieux de constater que ces deux espèces, considérées comme géographiquement distinctes, présentent en analyse factorielle des nuages largement intriqués avec cependant, suivant l'axe II, une tendance pour *L. mustelinus* à occuper une position moyenne et pour L. *ruficaudatus* des positions périphériques encadrant les précédentes.

Les Cheirogaléinés.

Le nuage des points représentant les Cheirogaléinés se trouve, comme celui des *Lemur*, approximativement réparti également de part et d'autre du premier plan factoriel, entre deux sommets des triangles précédemment décrits, celui qui correspond aux variables de l'orbite (HOR et LOR) et celui qui correspond aux largeurs du neurocrâne.

D'après la proximité des points-observations et de ces points-variables, et l'éloignement des premiers par rapport aux autres sommets du triangle, en particulier ceux liés à des caractères fronto-pariétaux, on en déduit les principaux caractères structuraux du groupe :

— voûte crânienne très aplatie ; boîte crânienne large, surtout au niveau de sa région basillaire ;

— museau court (la position des choanes, postérieures à M^3, allonge le palais); ouverture nasale plus large que haute ;

— orbites de grande taille, très rapprochées. Dans ce nuage de points, on peut distinguer les genres et certaines espèces.

Microcebus (MI)
M. murinus (1MI).

M. murinus, le plus petit des LÉMURIFORMES actuels, d'une taille voisine de celle des plus petits *G. demidovii*, est représenté en analyse factorielle à trois dimensions par un nuage de points de révolution autour de l'axe I, en position très excentrée sur celui-ci, du côté du pôle oculaire qu'il englobe : le petit Microcèbe est la forme qui possède les yeux relativement les plus gros et les plus rapprochés, un massif facial court et étroit, un crâne large et aplati.

M. coquereli.

Cette espèce est totalement disjointe graphiquement de la précédente et se trouve en position intermédiaire entre *Cheirogaleus* et *Phaner*. Elle n'est malheureusement représentée que par deux exemplaires par suite de sa rareté dans les collections.

Les yeux sont relativement plus réduits tandis que le massif facial s'élargit, de même que la boîte crânienne.

Cheirogaleus (CH).

C. major (1CH) et *C. medius* (3CH) (le fichier ne comporte pas de données complètes pour *C. trichotis*, 2CH) constituent deux ensembles pratiquement contigus, alignés dans l'espace à trois dimensions avec le nuage des *M. murinus*, dans l'ordre *Microcebus*, *C. medius*, *C. major*. Un seul point 1CH s'écarte de son nuage en direction du nuage 3CH auquel il n'est pas intégré. C'est ce point, 1CH13, qu'on retrouvera associé aux points 3CH dans la classification automatique.

Les Chirogales sont caractérisés par un élargissement de la base du crâne, un très fort aplatissement de la voûte crânienne, l'écaille occipitale étant très basse et les frontaux courts, un allongement du palais accompagné d'un élargissement au niveau de M^2, et une réduction relative de la dimension des orbites : le diamètre bizygomatique est nettement supérieur au diamètre biorbitaire maximum.

Ces variations relatives sont plus marquées chez *C. major* (1CH).

Source : MNHN, Paris

Phaner furcifer (1PH).

Ce genre monospécifique, rare en collection, a son nuage de points situé au voisinage des points-variables liés aux largeurs du neurocrâne (LBC, LBP) et du museau (LNE, LM2), tout en étant, parmi les Cheirogaléinés, le plus voisin des points-variables des hauteurs du neurocrâne : les *Phaner* sont les formes au neurocrâne le plus globuleux de la sous-famille et sont situés à l'écart de l'axe *M. murinus*, *C. medius* et *C. major*.

2. — *Classification automatique par la variance.*

Les *Lemur* sont très distincts du reste des Lémuridés et sont subdivisés, à un niveau très bas, en trois groupes d'importance hiérarchique équivalente, *Pachylemur*, *Varecia* et *Lemur*.

Les autres Lémuridés sont répartis en quatre ensembles regroupés de proche en proche :

— *Hapalemur* (HA),

— *Cheirogaleus* (CH) d'une part, et un groupe de *Lepilemur mustelinus* (1LP) et *Phaner* (PH) d'autre part,

— *Microcebus murinus* (1MI)

— *Lepilemur mustelinus* (1LP), *L. ruficaudatus* (2LP) et *Microcebus coquereli* (2MI).

Le problème de la distinction entre *Lepilemur mustelinus* (1LP) et *L. ruficaudatus* (2LP) se retrouve posé en classification automatique. Les premiers, localisés sur la côte Est, sont disjoints en un premier ensemble homogène rattaché aux *Cheirogaleus* et *Phaner* et en un second ensemble où ils sont mêlés à *L. ruficaudatus* qui vit sur la côte Ouest.

Cette curieuse distribution ne cadre pas avec la distinction des deux espèces retenues provisoirement par Hill (1953). Elle n'est pas liée au sexe car mâles et femelles sont bien représentés dans les principaux sous-groupes distingués. J. J. Petter (1960) a admis qu'il n'existe qu'une seule espèce de *Lepilemur*, *L. mustelinus*, présentant cinq races géographiques en voie de spéciation pour lesquelles il a fourni des caractères de reconnaissances essentiellement de morphologie externe :

— *L. mustelinus mustelinus* (gr. I)
Forêt de l'Est au Nord de Tamatave — grande taille.

— *L. mustelinus microdon* (gr. II)
Forêt de l'Est de Tamatave à Fort-Dauphin.

— *L. mustelinus leucopus* (gr. III)
Entre Fort-Dauphin et Ambovombe — Extrême Sud — petite taille.

— *L. mustelinus ruficaudatus* (gr. IV)
Côte Ouest de Tuléar à Diego-Suarez.

— *L. mustelinus dorsalis* (gr. V)
Nosy-be — petite taille.

La distribution de ces variétés suivant le dendrogramme montre plusieurs anomalies pour les formes II et IV pratiquement seules représentées dans notre échantillon (fig. 42).

Dans un premier groupe très homogène, classé au voisinage des Cheirogaléinés, nous trouvons des *L. mustelinus microdon* (gr. II) originaires du Sud de la forêt de l'Est. Il n'y a qu'une seule exception, 1LP21, correspondant à un exemplaire des collections de l'O.R.S.T.O.M. à Tananarive, provenant d'Antsahalova, sur la côte W., près de Belo sur Tsiribihina, et appartenant à *L. m. ruficaudatus* (gr. IV).

Ce groupe renferme tous les exemplaires d'Ampitambe à l'exception de 1LP27 intégré au deuxième ensemble.

Dans le deuxième ensemble, on peut schématiquement distinguer :

— un groupe homogène, 1LP31 à 2LP51, ne comportant que des formes *L. m. microdon* (gr. II) du SE et deux formes *L. m. ruficaudatus* (gr. IV) provenant de Namoroka (côte Ouest).

— un groupe en provenance de la côte Ouest de *L. m. ruficaudatus* (gr. IV).

— un petit groupe hétérogène, composé de trois individus appartenant aux groupes II, III, et IV, et qu'on peut considérer comme aberrants et regroupés en dernier.

Source : MNHN, Paris

SEXE	LIEU DE RECOLTE	GROUPE (JJ PETTER)	CODE	DENDROGRAMME SIMPLIFIE
	♀ Ambovombe	III	2 LP 54	
	? Vinanitelo	II	1 LP 6	
	♂ Ambolisatra	IV	2 LP 57	
			MICROCEBUS Coquereli	
	♂ Betsaka	IV	2 LP 56	
	♂ Antsahalova	IV	1 LP 9	
	? Tabiky	IV	2 LP 39	
	♀ Majunga	IV	1 LP 20	
	♂ Tabiky	IV	1 LP 44	
	♀ Vinanitelo	II	1 LP 31	
	? Vinanitelo	II	1 LP 7	
	♀ Ampitambe	II	1 LP 27	
	♀ Vinanitelo	II	1 LP 34	
	? Tanarantsoa	II	1 LP 3	
	♀ Namoroka	IV	2 LP 49	
	♀ Namoroka	IV	2 LP 51	
			MICROCEBUS murinus	
			CHEIROGALEUS	
	♀ Ampitambe	II	1 LP 33	
	♀ Ambohimandroso	II	1 LP [redacted]	
	♂ Ampitambe	II	1 LP 15	
	♀ Ampitambe	II	1 LP 26	
	♀ Ampitambe	II	1 LP 25	
	♀ Vinanitelo	II	1 LP 29	
	? Lambohirana ?	II	1 LP 5	
	♂ Est Betsiléo	II	1 LP 13	
	♂ Ampitambe	II	1 LP 16	
	♂ Antsahalova	IV	1 LP 21	
			PHANER	
			HAPALEMUR	

FIG. 42 — Lépilémur — Classification automatique par la variance — Dendrogramme simplifié. 1 LP : *Lepilemur murinus*, 2 LP : *Lepilemur ruficaudatus*.

Ceci ramènerait donc les formes de l'Ouest et de l'Est à trois ensembles :

— deux formes très voisines représentées dans l'Ouest et le Sud-Est ;

— une forme nettement distincte répartie dans le Sud-Est.

Ces diverses formes ont tout au plus valeur de variétés comme le montre la distribution très homogène des points représentatifs des *Lepilemur* en analyse factorielle des correspondances.

Les distinctions retenues par J. J. PETTER semblent difficiles d'application puisque l'exemplaire nº 97-9-1-24, c'est-à-dire 1LP15, dont la peau ne portait qu'une indication illisible de lieu de capture, a été classé dans le groupe I, *L. m. mustelinus*, cantonné dans la forêt du Nord-Est, alors que l'indication portée par le crâne implique de le classer avec les autres exemplaires capturés à Ampitambe, dans le groupe II, localisé dans la forêt au Sud de Tamatave.

Le nombre insuffisant d'individus étudiés ne permet pas d'aller plus loin par cette analyse basée sur des méthodes synthétiques uniquement consacrées aux crânes. Des recherches complémentaires devraient mettre en évidence l'existence d'une première forme répartie à la fois dans les forêts de l'Ouest

Source : MNHN, Paris

et dans celles de l'Est, au Sud de Tamatave, d'une seconde cantonnée dans l'Ouest (gr. II) et éventuellement trois autres formes représentées dans les forêts au Nord de Tamatave (gr. I), du Sud (gr. III), et de Nosy-be (gr. V).

b) — Analyse phylogénétique.

Les Lémuridés Gray, 1821 groupent deux sous-familles (tab. 20) les Lémuridés et les Cheirogaléinés, qui possèdent certains caractères très dissemblables dont on trouve la réalisation, pour les premiers, chez les autres LÉMURIFORMES malgaches, pour les seconds chez les LORISIFORMES. Ce sont les caractères différentiels de ces deux groupes que nous étudierons d'abord, avant d'aborder les caractères génériques et leur signification.

b.1 — *Les Cheirogaléinés* Gregory, 1915.

Les caractères des deux principaux sous-ordres des Prosimiens, les LÉMURIFORMES et les LORISIFORMES sont surtout basés sur deux types d'organisation choisis respectivement parmi les Lorisinés (*Loris* et *Perodicticus*) et les Lémurinés (*Lemur*). Il en est tiré des caractères extrêmement tranchés (tab. 5) rappelés dans la plupart des traités de Primatologie.

1. *Affinités avec les LORISIFORMES.*

Les Cheirogaléinés sont habituellement rangés dans les LÉMURIFORMES parmi lesquels ils apparaissent très souvent comme des exceptions par leurs caractères lorisiformes (cf. Le Gros Clark, 1962) que certains auteurs, Flower et Lydekker (1891), Forbes (1895) et Beddard (1922) ont retenu pour placer les représentants de ce groupe au voisinage des formes africaines et indomalaises, dans les LORISIFORMES.

1.1. *Les bulles auditives et le tympanal.*

Cette région complexe du temporal, sur laquelle est en partie basée la distinction entre LEMURIFORMES et LORIFORMES, fait souvent l'objet, à propos des Cheirogaléinés, de remarques soulignant les affinités entre ce groupe et les formes extra-malgaches. Les études détaillées de R. Sabban (1963) vont nous permettre de préciser ces points (fig. 43).

Les Lémurinés.

Chez les LEMURIFORMES typiques (*Lemur*), la bulle auditive et le tympanal montrent une disposition unique chez les Mammifères. En effet, la paroi de la bulle auditive, constituée d'une fine lamelle osseuse qui représente une expansion du rocher, descend de la région pétro-mastoïdienne, se replie vers l'avant et limite une vaste cavité en se soudant, à nouveau, du côté interne, au rocher au niveau du basioccipital, et en avant à l'apophyse post-glénoïde et à l'apophyse ptérygoïde externe. Cette bulle est percée par quatre orifices principaux :

— le trou carotidien, dans l'angle postéro-externe ;

— le trou déchiré postérieur, limité par une interruption de la suture entre l'occipital et la paroi de la bulle, dans la région postérieure de celle-ci ;

— l'orifice tubaire situé au fond d'un entonnoir qui échancre la partie antérieure de la bulle et se trouve limité par la paroi de la bulle et la pointe du rocher pour sa partie interne et par le prolongement de l'apophyse ptérygoïde externe vers l'extérieur ;

— le méat auditif externe, vaste orifice arrondi, au contour disposé dans un plan parasagittal et limité vers le haut par la portion horizontale de l'écaille et, pour le reste, par le bord libre externe de la paroi de la bulle auditive.

Le tympanal est constitué par un anneau circulaire presque complet, fixé par les bras antérieur et postérieur à la paroi horizontale de l'écaille ; sa partie arquée, oblique par rapport au plan du méat auditif, est libre dans la cavité de la bulle tympanique et n'est reliée au rebord de la cavité tympani-

Source : MNHN, Paris

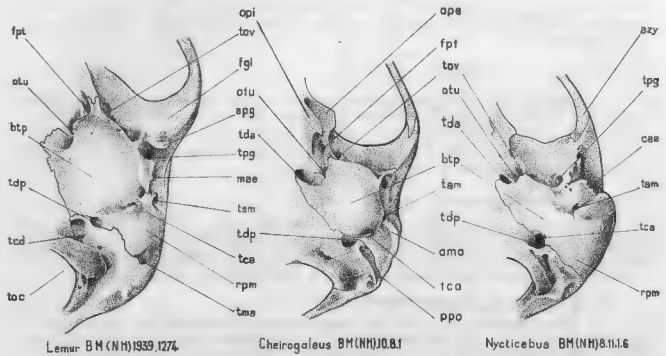


FIG. 43. — LÉMURIENS — Région de la bulle auditive en *norma basalis*
ama : apophyse mastoïde — ape : apophyse ptérygoïde externe — apg : apophyse post-glénoïdienne — api : apophyse ptérygoïde interne — azy : apophyse zygomatique — btp : bulle tympanique — cae : conduit auditif externe — fgl : fosse glénoïdienne — fpt : *foramen pterygospinum* — mae : méat auditif externe — otu : orifice tubaire — ppo : processus paraoccipital — rpm : région pétro-mastoïdienne — tca : trou carotidien — tcd : trou condylien — tda : trou déchiré antérieur — tdp : trou déchiré postérieur — tma : trou mastoïdien — toc : trou occipital — tov : trou ovale — tpg : trou post-glénoïdien — tsm : trou stylomastoïdien.

que que par un prolongement intrabullaire de la membrane cartilagineuse qui tapisse le conduit auditif externe. La bulle déborde donc largement le plan du tympanal sur lequel est tendue la membrane tympanique.

Au niveau interne de la bulle, chez *Tupaia*, considéré comme une forme où la disposition est primitive, la caisse du tympan, centrale, communique largement avec trois diverticules D1, D2 et D3 du sinus hypotympanique, séparés par des cloisons incomplètes :

— le *septum* longitudinal, basé sur le canal entocarotidien, sépare D1 situé en avant de l'orifice du canal tubaire de D2 en position interne et ventrale.

— le *septum* transversal qui soutient le canal carotidien, sépare D2, le plus vaste, du diverticule D3, situé en arrière de la cochlée.

Chez les LÉMURIFORMES, cette distribution se trouve représentée mais le *septum* principal se réduit à une faible crête joignant la cochlée au bord interne du canal tubaire. La situation postéro-externe du canal carotidien dont le tunnel supporte le *septum* transversal qui relie ici la cochlée au bord postérieur de la bulle fait que le diverticule principal D2 et le diverticule postéro-interne D3 communiquent très largement et que la bulle auditive n'apparaît pratiquement pas cloisonnée.

La pneumatisation, faible, est surtout représentée par l'antre mastoïdien constitué d'une grosse cellule qui communique avec le *recessus* épitympanique. Chez *Lepilemur*, apparaissent des cellules périantrales.

Les LORISIFORMES

Chez les LORISIFORMES, la saillie de la bulle auditive disparaît car elle est englobée dans le relief pétro-mastoïdien par suite de la très forte pneumatisation de cette région. Il en résulte que l'ori-

Source : MNHN, Paris

fice carotidien migre, chez les LORISIFORMES, d'une position postéro-externe chez les Lémurinés à une position interne, près du trou déchiré postérieur.

En avant, la bulle n'atteint pas l'apophyse ptérygoïde externe et, dans une échancrure de la pointe du rocher, non loin de l'orifice tubaire, on remarque un grand trou déchiré antérieur qui n'est séparé du trou ovale que par un étroit pont constitué par l'alisphénoïde recouvert d'une épine issue de la paroi de la bulle.

Le méat auditif est limité, sur la plus grande portion ou la totalité de son pourtour, par des expansions des bras du tympanal qui recouvrent une partie plus ou moins importante de la partie externe de la bulle et constituent chez les formes les plus évoluées de ce point de vue, un court canal auditif externe. L'anneau tympanique est soudé au rebord de la bulle.

La disposition du sinus hypotympanique se complique par l'adjonction d'un quatrième diverticule D4 qui prend un énorme développement et s'étend dans la région pétro-mastoïdienne où il entre en communication avec l'antre mastoïdien. Le *septum* longitudinal est complet et isole D1 de D2. Le *septum* transversal a une disposition analogue à celle de *Tupaia*, tendu entre la cochlée, le canal carotidien et la paroi interne de la bulle par suite de la position interne du trou carotidien. C'est ce *septum* prolongé par la paroi postérieure de la caisse du tympan qui sépare D4 de D2 et de D3, petit diverticule qui garde sa position en arrière de la fenêtre ronde.

La pneumatisation est beaucoup plus développée que chez les LÉMURIFORMES, en particulier par adjonction de grosses cellules périantrales et mastoïdiennes au niveau de la région pétro-mastoïdienne qui se renfle au point de prolonger vers l'arrière le relief de la bulle.

Les Cheirogaléinés.

Rattachée à une région pétro-mastoïdienne beaucoup plus renflée que chez les LÉMURIFORMES typiques, la bulle est percée en position très postérieure par l'orifice carotidien. La disposition des autres orifices est semblable mais vers l'avant, chez *Cheirogaleus*, l'orifice tubaire a son toit partiellement constitué par l'alisphénoïde, la soudure entre la bulle et le rocher étant incomplète ; le même phénomène se retrouve chez *Perodicticus*. Dans les trois genres classiques de Cheirogaléinés, le canal carotidien débouche dans la paroi interne du canal tubaire, au niveau d'une échancrure de la pointe du rocher. Dans le prolongement du canal carotidien, il existe un trou déchiré antérieur, percé dans l'alisphénoïde, à la base de l'apophyse ptérygoïde interne.

Comme chez les LÉMURIFORMES typiques, la bulle est peu cloisonnée.

La pneumatisation de la région pétro-mastoïdienne est beaucoup plus importante chez les Cheirogaléinés mais n'atteint jamais celle des LORISIFORMES et les bulles auditives apparaissent toujours en relief par rapport à cette région.

La bulle auditive, par sa forme et sa constitution apparaît donc comme typiquement lémuriforme. Le cloisonnement et la pneumatisation sont également du même type.

Cependant, la position postérieure du trou carotidien est intermédiaire entre celle qui se rencontre chez les Lémurinés et chez les LORISIFORMES mais il faut remarquer que la disposition représentée chez ce dernier groupe se retrouve chez *Tupaia* et pourrait être considérée comme primitive.

L'extension de l'anneau tympanique est très différente de ce qui s'observe chez les LORISIFORMES : les bras du tympanal servent uniquement à la fixation de celui-ci et ne contribuent pas à la formation de la paroi externe de la bulle. Quant à l'anneau, il est intrabullaire mais il n'est pas largement débordé par la bulle comme chez les LÉMURIFORMES typiques. Chez *Microcebus* il s'appuie sur le rebord du méat auditif : on retrouve là une disposition voisine de celle qui est réalisée chez *Tupaia*. Rappelons que chez les TARSIIFORMES et les Anthropoïdes, la contribution du tympanal à la constitution de la bulle tympanique augmente (fig. 44) tandis que celle-ci voit son relief diminuer à mesure qu'elle s'enfonce dans le rocher. Parallèlement, se développe un canal auditif externe d'origine tympanale. Ainsi chez les Cheirogaléinés, la disparition du *recessus meatus* d'origine extrabullaire n'est pas accompagnée par le développement d'un méat d'origine tympanale.

Pendant longtemps, le débordement de la bulle qui recouvre l'ectotympanique chez les LÉMURIFORMES a été considéré comme une spécialisation aberrante qui isolait ce groupe des autres Pri-

Source : MNHN, Paris

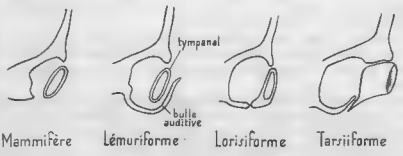


FIG. 44 : PRIMATES. — Relations entre la bulle auditive et le tympanal (d'après LE GROS CLARK — 1962)

mates puisque, chez les Mammifères primitifs, le tympanal est un cadre osseux qui soutient le tympan tandis que le plancher de la cavité tympanique n'est pas ossifié ou tout au plus jusqu'au niveau du tympanal.

En fait, une autre interprétation (SIMONS, 1962), plus conforme avec les dispositions réalisées chez les Primates fossiles chez qui l'anneau tympanique est souvent intrabullaire, admet qu'il s'agit d'une disposition primitive chez les Primates actuels. Au cours du développement embryonnaire, un stade correspond à la présence d'un anneau libre dans une cavité tympanique. C'est à cette thèse que s'est rallié R. SABAN (communication personnelle, 1971).

La signification du trou déchiré antérieur s'explique mieux en rapport avec sa destinée vasculaire.

1-2. *La vascularisation céphalique.*

Les Lémurinés.

De la carotide commune qui se prolonge par la carotide externe (fig. 45-A), se détache un court sinus carotidien qui, après quelques ramifications (a. occipitale, a. méningée postérieure, a. tympanique inférieure et rameau tubaire) se résoud en une carotide interne ; celle-ci pénètre dans la bulle auditive au niveau du trou carotidien par lequel s'ouvre le tunnel osseux du canal carotidien, et devient une entocarotide après la ramification qui donne naissance, au niveau du promontoire, à l'artère stapédienne qui joue le rôle d'artère méningée moyenne. L'entocarotide pénètre ensuite dans l'endocrâne et rejoint le cercle de WILLIS au voisinage de la selle turcique.

Signalons que l'artère tubaire est un petit vaiseau qui court sur la face inférieure de la bulle jusqu'à la pointe de celle-ci où elle pénètre dans le canal tubaire.

La carotide externe se dirige sous la bulle auditive où elle donne naissance à deux artères et se poursuit par la maxillaire interne qui se dirige vers le méat auditif externe.

Les LORISIFORMES

La carotide commune se divise aux abords de la bulle auditive en quatre rameaux (fig. 45-C) :

— l'artère occipitale qui se détache précocement ;

— la carotide interne, de faible diamètre, qui pénètre dans le canal carotidien, passe sur le promontoire (Galagidés) ou suit le bord interne de la fenêtre ronde (Lorisidés) et donne naissance à une artère stapédienne qui pénètre dans l'endocrâne où elle constitue un rameau méningé. L'entocarotide pénètre dans l'endocrâne et s'anastomose, au niveau d'un plexus, avec la carotide antérieure dans le trou déchiré antérieur ;

— la carotide antérieure, gros vaisseau qui suit la base du crâne jusqu'au trou déchiré antérieur par lequel il pénètre dans l'endocrâne où il rejoint le cercle de WILLIS. Cependant, avant d'atteindre le trou déchiré antérieur, il donne naissance à un court rameau tubaire ;

— la carotide externe dont les ramifications sont homologues de celles des Lémurinés avec une séparation précoce de l'artère maxillaire interne.

Source : MNHN, Paris

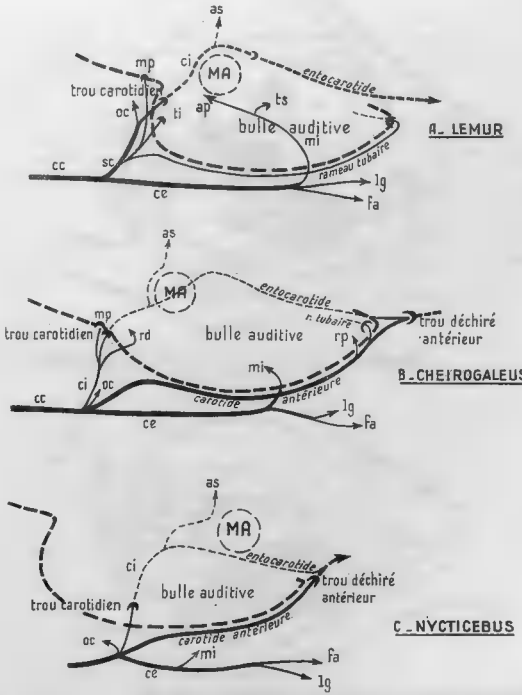
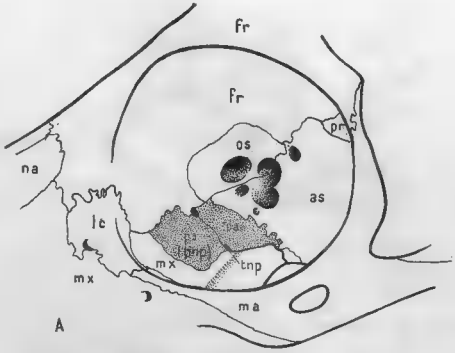
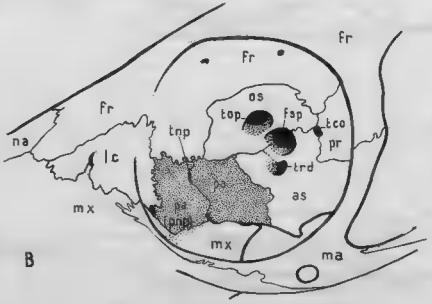


FIG. 45. — Lémuriens — Circulation carotidienne au niveau de la bulle auditive, (d'après SABAN, 1963 simplifié)
ap : a. auriculaire profonde — as : a. stapédienne — cc : carotide commune — ce : carotide externe — ci : carotide interne — fa : a. faciale — lg : a. linguale — mi : a. maxillaire interne — mp : a. méningée postérieure — oc : a. occipitale — rd : rameau digastrique — rp : rameau ptérygoïdien — sc : sinus carotidien — ti : a. tympanique inférieure — ts : a. temporale superficielle — Ma : méat auditif.

Source : MNHN, Paris



Hapalemur griseus olivaceus BM (NH) 35.1.8.129

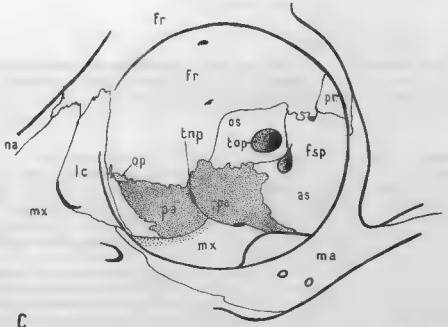


Lemur mongoz BM (NH) 1939. 1274

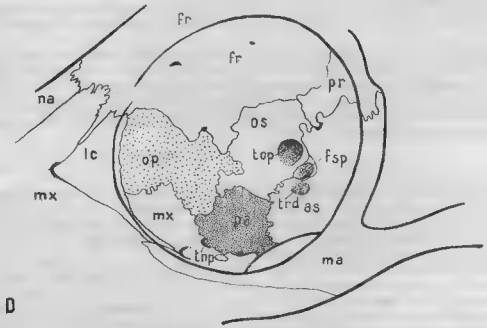
FIG. 46/1. — LÉMURIENS — Constitution de la paroi interne de l'orbite.

as : alisphénoïde
fr : frontal
lc : lacrymal
ma : malaire
pr : pariétal
mx : maxillaire
na : nasal
os : orbitosphénoïde
pa : palatin (pnp : partie pré-naso-palatine)
tnp : trou naso-palatin
fsp : fente sphénoïdale
top : trou optique
tco : trou cranio-orbitaire
trd : trou rond

Source : MNHN, Paris



Cheirogaleus medius BM (NH) 35.1.8.168



Galago crassicaudatus monteiri BM (NH) 63.1054

FIG. 46/2. — LÉMURIENS — Constitution de la paroi interne de l'orbite.

as : alisphénoïde
fr : frontal
lc : lacrymal
ma : malaire
mx : maxillaire
na : nasal
op : os planum
os : orbitosphénoïde
pa : palatin
pr : pariétal
fsp : fente sphénoïdale
top : trou optique
trd : trou rond
tnp : trou naso-palatin

Source : MNHN, Paris

Les Cheirogaléinés.

Dans le détail, les ramifications (fig. 45-B) rappellent de très près le plan des Lémurinés, mais il existe une carotide antérieure qui court-circuite l'entocarotide comme chez les LORISIFORMES. La disproportion entre les diamètres des deux artères est cependant moindre.

Conclusion.

Si la structure de la région pétro-tympanique est typiquement lémuriforme chez les Cheirogaléinés, la disposition du système carotidien constitue une forme de transition entre les plans de distribution du sang chez les Lémuridés et chez les LORISIFORMES. L'homologie de la carotide antérieure qui n'existe pas chez les LÉMURIFORMES typiques, a fait l'objet de nombreuses discussions. L'interprétation la plus vraisemblable fait dériver ce vaisseau du rameau tubaire qui se serait anostomosé avec l'entocarotide au niveau du trou déchiré postérieur et aurait augmenté son débit au détriment de la précédente (Saban, communication personnelle).

Ce système veineux jugulaire montre aussi quelques particularités communes aux Cheirogaléinés et aux LORISIFORMES. La jugulaire interne perd de son importance, ce qui se traduit par la présence d'un trou post-glénoïdien de faible diamètre ; en effet, le sinus latéral draine une grande quantité du sang cérébral qu'il déverse dans la jugulaire externe en sortant du crâne par le trou déchiré postérieur, amorçant ainsi le système circulatoire des LORISIFORMES.

1-3. *Constitution de l'orbite.*

Chez les Lémuriens, l'orbite est limitée du côté externe par une barre post-orbitaire complète mais n'est pas séparée de la fosse temporale par une cloison osseuse. La paroi interne montre une mosaïque de petits os juxtaposés dont la disposition est considérée comme caractéristique des grands groupes de Lémuriens.

Rappelons que chez les Mammifères primitifs, la cloison orbitaire interne est essentiellement constituée par l'apophyse orbitaire du frontal qui rejoint l'apophyse orbitaire du maxillaire au niveau d'une longue suture longitudinale disposée perpendiculairement au lacrymal. Chez les formes dont les grands yeux manifestent une tendance à s'orienter vers l'avant (Carnivores et Primates), le plancher orbitaire s'accroît et le maxillaire n'atteint plus le frontal : le hiatus est comblé par différentes dispositions ostéologiques suivant les groupes considérés.

Les Lémurinés.

Hapalemur (fig. 46-A) et *Lepilemur* montrent une disposition primitive car frontal et maxillaire s'affrontent encore longuement en arrière du lacrymal. Mais en arrière de la suture fronto-maxillaire, s'insinue entre les deux os, un processus orbitaire du palatin. Chez les autres Lémuridés (fig. 46-B) et la plupart des LÉMURIFORMES, ce processus va devenir l'un des éléments essentiels dans la constitution de l'orbite en s'insinuant jusqu'au lacrymal.

Le fait que cette apophyse palatine s'ossifie en deux parties de part et d'autre du trou naso-palatin, entraînant l'existence d'indices de suture passant par cet orifice, a alimenté une longue controverse (Grandidier et Milne-Edwards 1875, Forsyth-Major 1915, Ducworth 1915, Wood-Jones 1917, Kollmann 1925) sur la présence éventuelle d'un *os planum* chez les LÉMURIFORMES. En réalité, la plupart du temps, chez les Lémuriens malgaches, à l'exclusion des Cheirogaléinés, c'est la partie prénaso-palatine qui a été interprétée comme une lame papyracée, malgré l'absence de relation de cet os avec l'ethmoïde.

Vers l'arrière, l'orbite est limitée par l'alisphénoïde et l'orbito-sphénoïde percé par le trou optique permettant le passage du nerf optique. La suture entre ces deux parties du complexe sphénoïdal ménage divers orifices permettant aux nerfs et vaisseaux le passage de l'orbite au neurocrâne :

— la fente sphénoïdale empruntée par la branche ophtalmique du nerf trijumeau (V_1), les nerfs des muscles oculaires et plusieurs vaisseaux.

Source : MNHN, Paris

— le trou rond par où passe le nerf maxillaire. Ces deux orifices peuvent être confondus (*Lepilemur*).

— le trou cranio-orbitaire.

Chez les Lémurinés, le lacrymal est bien représenté, à cheval sur le rebord orbitaire. Le trou lacrymal, assez éloigné de celui-ci, est en général entièrement bordé par cet os. L'apophyse orbitaire du malaire, qui constitue le rebord inférieur de l'orbite, se prolonge jusqu'au lacrymal.

Les LORISIFORMES

Un nouvel os intervient dans la constitution de l'orbite : c'est la lame papyracée de l'ethmoïde, ou *os planum*. C'est souvent un os quadrangulaire qui sépare d'une part, le frontal et le maxillaire, et d'autre part, le lacrymal et palatin. L'apophyse orbitaire du palatin s'étend par conséquent moins loin en avant mais occupe cependant une surface beaucoup plus importante que chez les Simiens où se développe une cloison post-orbitaire. La suture avec le maxillaire est incomplète au niveau de la fissure ethno-maxillaire, généralement large et de forme spécifique, mais qui manque chez *Galago crassicaudatus* et *G. demidovii*.

Le lacrymal est de plus petite taille, en particulier la face intraorbitaire qui déborde peu vers l'intérieur le rebord orbitaire. Le trou lacrymal est en général bordé en avant par le maxillaire. Le malaire n'atteint pas le lacrymal et sur le court intervalle, le rebord orbitaire est constitué par le maxillaire.

Les Cheirogaléinés.

La détermination des divers os de la mosaïque intraorbitaire est extrêmement délicate car les soudures précoces et les recouvrements rendent les interprétations difficiles. Wood-Jones (1917) et Kollmann (1925) ont montré que l'os *planum* que Forsyth Major (1901) décelait dans la plupart des LÉMURIFORMES à l'état jeune représentait, en réalité, la portion distale du processus orbitaire du palatin. A l'état adulte, il semble que seul *Microcebus* (fig. 46-C) présente un *os planum* mais celui-ci est très petit et se trouve séparé du maxillaire par l'apophyse orbitaire du palatin qui se prolonge jusqu'au lacrymal.

Le trou n'est pas isolé chez *Microcebus* et *Phaner* mais il est présent chez *Cheirogaleus*.

Le lacrymal est assez peu développé avec un orifice extraorbitaire limité en avant par le maxillaire. Le malaire se termine au contact du lacrymal.

Conclusion.

La présence d'un *os planum*, constante chez les LORISIFORMES, les TARSIIFORMES et les Simiens, se retrouve également chez le plus petit des Cheirogaléinés, *Microcebus*, où cet os n'a ni la même importance ni les mêmes relations avec les autres os orbitaires, le maxillaire en particulier. Il est absent chez les autres LÉMURIFORMES et les Tupaiidés. L'extériorisation de cet os, caractéristique des formes plus évoluées, pourrait donc être considérée comme ébauchée chez les Cheirogaléinés mais il faut signaler qu'un petit *os planum* existe chez quelques Insectivores primitifs comme *Erinaceus*. La liaison malaire-lacrymal est de type lémuriforme.

1-4. *Les fosses nasales.*

Les cavités nasales des Lémuriens sont construites suivant le même plan mais diffèrent dans l'extension des divers sinus faciaux et la disposition des cornets. Ces derniers constituent deux types d'arrangements dans les deux principaux groupes de Lémuriens.

Ce sont toutes les formes macrosmiques possédant une vaste cavité nasale envahie par de nombreux cornets qui se répartissent schématiquement de la manière suivante :

— 4p. d'endoturbinaux, expansions de l'ethmoïde et disposés d'avant en arrière (1 à 4).

— 1p. de nasoturbinaux longitudinaux qui prennent naissance à partir des nasaux et de l'ethmoïde, non loin de la suture naso-maxillaire.

Source : MNHN, Paris

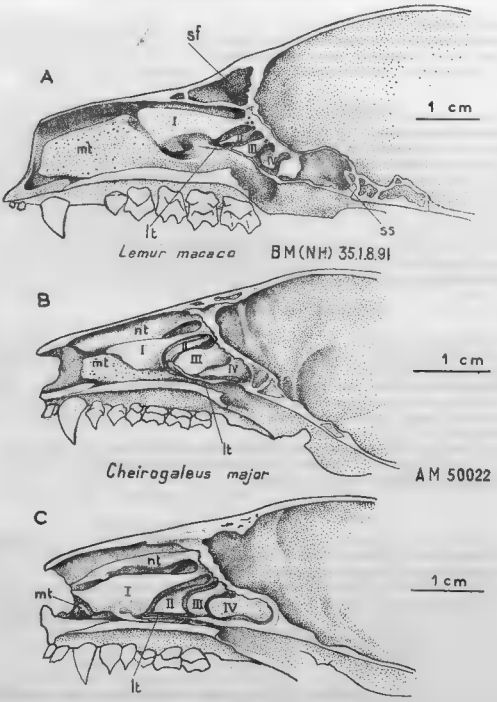


FIG. 47. — LÉMURIENS — Coupe sagittale du massif facial (vomer et lame sagittale de l'ethmoïde enlevés). I-IV : endoturbinaux — mt : maxilloturbinal — nt : nasoturbinal — lt : lame terminale — sf : sinus frontal — ss : sinus sphénoïdal.

Source : MNHN, Paris

— 2p. d'endoturbinaux plus petits, situés entre les précédents.

— 1p. de maxilloturbinaux, situé près du plancher de la cavité nasale et qui possèdent un centre d'ossification indépendant.

Les Lémuridés.

L'ethmoturbinal I, le plus grand des quatre, ne s'étend pas au-delà de la moitié du museau et surtout, ne descend pas jusqu'au niveau du maxilloturbinal (fig. 47-A).

Les LORISIFORMES

Le premier endoturbinal prend une forte extension, s'insinue très loin en avant entre le naso et le maxilloturbinal et s'étend très bas au niveau du maxilloturbinal, presque jusqu'au plancher (fig. 47-C).

Les Cheirogaléinés.

La disposition est intermédiaire avec un ethmoturbinal I très grand (fig. 47-B).

Conclusion.

La spécialisation dont font l'objet les LORISIFORMES et les Cheirogaléinés est très particulière puisque chez *Tarius* et les Simiens, l'évolution s'accompagne d'une réduction du nombre et de la taille des cornets. Sans doute, faut-il voir dans ce dispositif un perfectionnement de l'appareil olfactif chez des formes nocturnes, à partir de la disposition primitive représentée chez les LÉMURIFORMES typiques.

1-5. *Autres caractères.*

De nombreux caractères anatomiques de détail impliquant des affinités avec les LORISIFORMES ont été depuis longtemps collationnés (Flower et Lydekker, 1891 ; Forbes, 1895) ainsi que, plus récemment des caractères biologiques (Charles-Dominique et Martin 1970).

Caractères anatomiques.

— L'allongement des prémaxillaires en une épine sous-nasale chez *Microcebus* contribue à accentuer la très grande ressemblance entre les crânes de *M. murinus* et de *G. demidovii* dont les dimensions très voisines renforcent cette impression.

— les incisives supérieures sont caractérisées par une réduction des incisives latérales par rapport aux incisives médianes. Chez les Lémurinés, les dents, plus ou moins réduites, sont égales et la disposition précédente rappelle celle de *Nycticebus*. D'autre part, le développement de la première prémolaire P^2 qui semble constituer chez *Phaner* une deuxième canine, rappelle beaucoup *Euoticus*. Le rôle de ces dents caniniformes est probablement à relier au régime alimentaire végétarien qui comporte une grande part de sève (Petter, com. pers.)

— le *foramen* malaire est petit ou absent alors que chez *Lemur*, *Hapalemur* et *Lepilemur*, il est très grand.

— Les membres postérieurs, par leur allongement au niveau du tarse proximal (fig. 20) rappellent l'architecture des pattes des Galagidés, sans cependant atteindre les mêmes proportions. La locomotion associe, comme chez les Galagidés, le grimper et le saut d'un tronc à l'autre, ainsi que la course quadrupède sur des branches fines horizontales.

Chez la femelle, on observe une variation cyclique saisonnière : l'orifice vaginal, inapparent en période de repos, se perce à la base du clitoris, au centre d'un bourrelet turgescent et s'allonge suivant toute la longueur du clitoris. Cette phase, qui dure de 2 à 5 jours et se répète pendant la saison chaude environ tous les 30 jours pour *Cheirogaleus major* et tous les 50 jours pour *Microcebus murinus* évoque, par sa durée, le cycle menstruel des Primates supérieurs (Petter-Rousseaux, 1964). Le même phéno-

Source : MNHN, Paris

mène, qui n'est pas rare chez les Insectivores, se retrouve chez *Galago senegalensis* et *G. demidovii*, tandis que chez *G. crassicaudatus*, l'orifice vaginal est toujours ouvert.

— les cornes utérines sont longues, surtout chez *Cheirogaleus*, contrairement aux Lémurinés ou aux Indridés chez qui elles ne dépassent pas la longueur du corps de l'utérus.

— l'ovogenèse ne se poursuit pas chez l'adulte comme chez les LORISIFORMES mais les cordons de PFLÜGER restent fonctionnels cependant quelques jours après la naissance.

— les *Cheirogaleus* et à un titre moindre, les *Microcebus*, montrent un phénomène rare chez les Lémuriens : durant la période froide, les animaux s'engourdissent et passent par des périodes de léthargie qui varient de quelques jours à un mois et qui s'apparentent à l'hibernation. Après avoir accumulé, pendant la saison chaude d'importantes réserves de graisses comme le *Galago crassicaudatus*, au niveau de la queue et à la base de celle-ci, ils passent par un stade d'immobilité plus ou moins complète. Le poids de *M. murinus* peut passer de cinquante à cent grammes, et celui de *C. major* peut tripler. Leur température interne s'abaisse en suivant les variations de la température ambiante : de 31°, elle peut s'abaisser à 20° pour une température extérieure de 18°. Ce comportement unique chez les Mammifères de Madagascar où les variations climatiques saisonnières sont peu marquées, correspond peut-être à une adaptation rémanente à un climat à saisons plus marquées.

— les *Microcebus* ont un comportement qui rappelle le « lavage » à l'urine des paumes de mains et des plantes de pieds qui s'observe classiquement chez tous les LORISIFORMES actuels. Chez le petit Lémurien malgache, le phénomène est beaucoup plus direct : l'animal dressé sur ses quatre pattes mouille un pied qu'il frotte ensuite brièvement avec la main du même côté (PETTER, 1962). Chez les formes africaines, l'animal s'arrête, relève la main et le pied d'un côté, urine quelque gouttes dans la main puis en frotte vigoureusement deux ou trois fois le pied du même côté et recommence avec l'autre main. Ce mode de marquage très particulier ne possède cependant pas la valeur phylogénétique qu'on a voulu parfois lui accorder car il est également répandu chez les Cébidés comme *Cebus*, *Saimiri* et *Aotes* (ANDREW, 1964). Il est remarquable que ce dernier genre, l'un des très rares singes nocturnes dont le mode de vie correspond à celui de la plupart des Lémuriens, présente un marquage à l'urine. Il est probable que ce comportement était largement répandu chez les premiers Primates et qu'il a disparu tandis que l'appareil olfactif régressait et que l'appareil visuel acquérait de l'importance avec le développement du mode de vie diurne.

— certains cris aigus, très fréquents chez les *Galago*, se retrouvent d'une part chez *Tupaia*, *Microcebus* et *Cheirogaleus*, et d'autre part chez les Cébidés (ANDREW, 1964). Les autres LÉMURIFORMES ne les produisent pas. Il semble que ces vocalisations particulières, appartenant aux Primates primitifs, aient été conservées chez les LORISIFORMES et les Anthropoïdes les moins évolués, alors qu'elles ont disparu chez les LÉMURIFORMES, à l'exception des Cheirogaléinés.
ne les produisent pas. Il semble que ces vocalisations particulières, appartenant aux Primates primitifs, aient été conservées chez les Lorisiformes et les Anthropoïdes les moins évolués, alors qu'elles ont disparu chez les Lémuriformes, à l'exception des Cheirogaléinés.

— la vie sociale est rudimentaire et les individus vivent le plus souvent isolés. Cependant dans les nids, on compte jusqu'à huit *Microcebus* dont plusieurs adultes.

— les jeunes naissent en général par deux ou quelquefois trois comme chez les Galagidés, et sont élevés dans un nid. Comme chez les LORISIFORMES, les jeunes sont transportés un à un dans la gueule de la mère.

— Enfin, l'extraordinaire ressemblance morphologique et éthologique de *L. murinus* et *G. demidovii*, qui occupent des niches écologiques très semblables, a largement contribué à encourager les rapprochements entre Cheirogaléinés et Galagidés.

2. — *Affinités avec les Lémurinés.*

La répartition géographique des Cheirogaléinés, strictement cantonnés à Madagascar, depuis longtemps séparée de l'Africasie, patrie des LORISIFORMES, incite à rechercher chez les Lémuridés des caractères impliquant une origine commune.

— la garniture des vibrisses est extrêmement complète et par là même, très primitive ; on trouve simultanément chez *Cheirogaleus* et *Microcebus* des labiales supérieures, des sus-orbitaires, des

Source : MNHN, Paris

géniennes, des mentonnières, des sous-mandibulaires et au niveau des avant-bras, des carpiennes. La position des touffes géniennes, en arrière de la commissure labiale, diffère du groupe homologue porté par les *Galago*, en arrière et en dessous de l'œil. Ces deux groupes de vibrisses géniennes coexistent chez les Carnivores (Pocock, 1918).

— les *genitalia* externes sont de type lémuriforme : l'os pénien est bifide et, lorsqu'il existe un os clitoridien, c'est également cette disposition qui est réalisée, comme chez *Lepilemur* et les Indridés (Chez *Lemur* et *Hapalemur*, l'os est simple). Chez la femelle, l'orifice urétral est situé à la base du clitoris et non en position terminale comme chez les LORISIFORMES.

— les molaires supérieures sont tricuspides et ne portent pas le fort hypocone des LORISIFORMES. Les prémolaires sont peu molarisées. Pour P^4, elles le sont même moins que chez les autres Lémuridés. La structure de l'émail dentaire permet de distinguer LORISIFORMES et LEMURIFORMES (Carter, 1922) : chez les Lémuriens il existe un système de tubules qui prolonge dans l'émail les canalicules de la dentine, à l'exception de *Daubentonia*. Chez les LÉMURIFORMES, y compris *Microcebus*, la pénétration des tubules est faible en densité et en longueur, tandis que chez les LORISIFORMES, les tubules, très nombreux. traversent toute la couche d'émail.

D'après Bishop (1964), le mode de préhension d'un support est très différent chez les Lémuriens malgaches et les autres. Chez ces derniers, ce sont les coussinets palmaires interdigitaux qui entrent en contact les premiers avec le support, puis les doigts se renferment sur l'objet. Chez les Lémuridés et les Indridés, la préhension se fait d'abord par l'extrémité des doigts, puis les coussinets phalangiens. Ces deux techniques sont respectées même dans le cas de mains aussi semblables que celles de *Microcebus* et des petits *Galago*, et dans celui de mains aussi différentes que celles de *Perodicticus* et de *Galago*.

3. — *Caractères originaux des Cheirogaléinés.*

L'analyse factorielle a déjà mis en évidence la forme élargie et basse du neurocrâne, les grandes orbites et le palais osseux très long qui se prolonge en arrière du niveau des dernières molaires M^3, fait unique chez les Lémuriens actuels.

Les organes génitaux mâles externes sont très particuliers : l'orifice urétral s'ouvre horizontalement à l'extrémité d'un gland en biseau où se termine la fourche du *baculum*.

L'anatomie montre des singularités qui correspondent souvent à des dispositions primitives :

— la *lyta*, axe de la *sublingua*, lame scléreuse qui double la langue par dessous, fait l'objet d'une différenciation très poussée qui met en jeu un système complexe de muscles et de vaisseaux permettant des contractions et dilatations alternées. Cette disposition a été mise en liaison avec les habitudes nocturnes de ces animaux chez qui la langue supplérait la faible vision (Bluntschli, 1938).

— le *coecum* diffère de celui représenté chez tous les autres groupes de Lémuriens par sa forme courte et globuleuse, sans extrémité vermiforme. Il en est de même pour le colon qui est dépourvu de l'*ansa coli* caractéristique de tous les autres Strepsirhini.

— le cerveau des Cheirogaléinés est considéré comme le plus primitif des Primates (Le Gros Clark, 1931) ; les bulbes olfactifs y sont relativement gros ; le cortex du lobe piriforme, délimité par une suture rhinale nette, est largement visible de l'extérieur, à la base du lobe temporal ; le *neopallium*, peu développé, est lisse à l'exception du complexe sylvien, mais le territoire operculisé, bien que réduit, correspond aux zones typiques des Primates (Friant, 1970) ; sur la face interne du lobe occipital, la suture calcarine est triradiée ; le sillon rétrocalcarin, caractéristique de tous les cerveaux de Primates à l'exception des Tupaïidés, est donc présent, même chez *Microcebus* ; le lobe frontal est peu développé ; l'indice d'encéphalisation est très faible : *Cheirogaleus medius* = 279, *C.major* = 336, *Microcebus murinus* = 334 (Bauchot et Stephan, 1966).

Les caryotypes de *Cheirogaleus* et *Microcebus* sont les plus primitifs des LÉMURIFORMES : 2N = 66 et tous les chromosomes sont acrocentriques. Par contre chez *Phaner*, le caryotype, mal connu, est caractérisé par un nombre diploïde plus faible en liaison avec un certain nombre de fusions centriques, mais également avec une diminution du nombre fondamental (Rumpler, com. pers., 1972).

Aucun travail n'a été publié sur l'hématologie des Cheirogaléinés mais, pour Buettner-Janusch, les premiers résultats ne semblent pas confirmer des affinités avec les LORISIFORMES (com. pers., 1971).

Source : MNHN, Paris

4. — Affinités et taxonomie.

Nous avons essayé de répartir les principaux caractères à signification phylogénétique en trois ensembles. Il est remarquable que presque toutes les affinités lémuriformes (vibrisses, orifice urétral femelle, bulle auditive, molaires) ou les caractères originaux (aplatissement du crâne, colon sans *ansa coli*, morphologie et structure de l'encéphale, caryotype) soient des caractères plésiomorphes. Par contre, les affinités lorisiformes correspondent surtout à des caractères apomorphes (allongement du tarse et locomotion, grandes orbites, tendance à l'extériorisation d'un *os planum* dans la paroi orbitaire, développement de l'ethmoturbinal I, prémaxillaire s'avançant en une épine sous-nasale et portant des incisives latérales I^2 réduites par rapport aux centrales I, circulation céphalique). C'est pourquoi, le groupe des Cheirogaléinés nous apparaît, dans l'ensemble, un groupe de LÉMURIFORMES essentiellement plésiomorphes qui préfigurent d'autre part les LORISIFORMES. Ces synapomorphies sont trop nombreuses et trop précises pour représenter un simple parallélisme adaptatif à des conditions bio-écologiques semblables et nous paraissent l'expression de potentialités évolutives communes liées à l'appartenance à un *phylum* commun. C'est pourquoi, il nous semble fondé d'élever les Cheirogaléinés au rang d'une famille de LÉMURIFORMES, les Cheirogaléidés, comme l'envisagent les écologistes (Petter, 1965) et les biologistes (Rumpler, com. pers., 1971). Ainsi se trouve mis en valeur le rôle de ce groupe-charnière entre les formes malgaches typiques et les formes d'Afrique et d'Indo-mélanaisie.

5. — Les genres de Cheirogaléinés.

Si *Microcebus* et *Cheirogaleus* sont très voisins, au point que *M. coquereli* soit souvent rangé parmi les seconds, *Phaner* apparaît nettement à part.

5-1. *Microcebus* Geoffroy, 1828.

Le plus répandu des Lémuriens malgaches se distingue de Cheirogaleus essentiellement par la faible hauteur de la première prémolaire P^2 qui n'atteint pas tout à fait le niveau de P^3. D'autres caractères dentaires permettent de séparer les deux genres :

— incisives supérieures réduites, surtout les latérales ;

— arcade dentaire subrectiligne, M^3 n'étant que faiblement décalée vers l'intérieur du palais ;

— très faible molarisation de la dernière prémolaire P^4 dont la cuspide linguale est de dimensions très inférieures à celles de la cuspide externe ;

— molaires à cuspides aiguës, les deux premières molaires étant bordées par un *cingulum* lingual qui porte un hypocone à peine marqué.

D'autre part, les frontaux sont bombés et la constriction post-orbitaire est moins marquée que chez *Cheirogaleus* : le diamètre interorbitaire n'atteint pas la moitié de la largeur frontale post-orbitaire. Le processus paraoccipital est très peu saillant. Le trou occipital est plus haut que large et son rebord dépasse vers l'avant le niveau de l'extrémité postérieure des bulles tympaniques.

M. murinus (Miller), 1777.

C'est le plus petit des Primates vivants (longueur du corps sans la queue : 130 mm) et il est répandu dans toutes les forêts de Madagascar. Il rappelle beaucoup *Galago demidovii* par la taille, certaines dispositions anatomiques lorisiformes et une écologie voisine. Les variations du pelage et la répartition géographique ont permis d'en distinguer deux variétés :

— *M. m. murinus* (Miller), 1777, cantonné sur la côte Ouest et dans le Sud.

M. m. smithii (Gray), 1842, localisé dans les forêts de la côte Est, du Nord et du Nord-Est.

Les petits ossements de *Microcebus* sont peu favorables à une fossilisation et les conditions de fouille dans les gisements marécageux qui sont les plus nombreux sont elles-mêmes peu propices à d'abondantes récoltes. La grotte d'Ankazoabo a cependant fourni un crâne, des mandibules et quelques os des membres qui sont à rapprocher des *M. murinus* qui vivent encore actuellement dans cette région.

Source : MNHN, Paris

M. coquereli (Grandidier), 1867.

Cette forme rare, de distribution mal connue sur la côte Ouest de Madagascar, a été classée, après beaucoup d'hésitations, dans le genre *Microcebus*. En effet, celui-ci était symbolisé par les formes de très petite taille, *M. murinus* ; or *M. coquereli* présente une taille voisine de celle du grand Chirogale mais possède les mêmes caractères dentaires et ostéologiques que le petit Microcèbe. Comme *Phaner* il ne montre aucune tendance à hiberner.

5-2. *Cheirogaleus* Geoffroy, 1812.

Les incisives supérieures, surtout I^1, sont mieux développées que chez *Microcebus* mais le caractère le plus saillant est porté par la première prémolaire P^2 qui présente une légère tendance à devenir caniniforme par sa couronne qui dépasse celle de P^3.

La dernière prémolaire est plus molarisée : la dent est transversalement presque aussi large que la première molaire M^1. Le *cingulum* lingual des molaires supérieures ne porte pas d'hypocone et la dernière d'entre elles est disposée de telle manière que la série dentaire soit convexe vers l'extérieur au niveau des molaires. Les cuspides sont émoussées.

Craniologiquement, les Chirogales se distinguent par un fort rétrécissement post-orbitaire et des yeux écartés : l'espace interorbitaire a un diamètre qui dépasse la moitié du diamètre frontal en arrière des orbites. Les processus paraoccipitaux constituent deux crêtes saillantes encadrant les condyles occipitaux. Le *foramen magnum* est plus large que haut et son rebord antérieur reste en deçà des bulles tympaniques.

Le tarse est nettement moins allongé que chez *Microcebus*.

On distingue classiquement trois espèces, *C. major*, *C. medius* et *C. trichotis*. Cette dernière a récemment été isolée dans un genre nouveau, *Allocebus* Petter, 1967.

C. major Geoffroy, 1812.

Le plus grand des Chirogales possède des prémolaires antérieures P^2 à peine plus longues que P^3. Il n'y a aucune cuspide cingulaire sur les molaires. C'est une forme très commune dans les forêts du Nord, de l'Ouest et du Sud de Madagascar.

C. medius Geoffroy, 1812.

Rangé alternativement parmi les *Cheirogaleus*, les *Microcebus* ou le genre *Opolemur*, ce petit Chirogale, de distribution mal connue, possède des prémolaires antérieures P^2 qui, sans être vraiment caniniformes, dépassent nettement P^3. La première molaire M^1 présente un petit *cingulum*, à peine discernable sur M^2.

5-3. *Allocebus trichotis*, (Gunther), 1875.

Malgré le petit nombre d'exemplaires existant (4 crânes), nous souscrivons à la distinction faite par J. J. Petter (1967) car la forme *trichotis*, dont le type est déposé au British Museum (National History) de Londres, diffère craniologiquement autant de *Microcebus* et *Cheirogaleus* que ces deux genres entre eux.

Plus petit que le crâne de *C. medius*, celui d'*Allocebus* est caractérisé par des frontaux bombés rappelant ceux de *Microcebus*. Les bulles auditives sont peu saillantes par rapport à la zone pétro-mastoïdienne renflée, disposition qui évoque les LORISIFORMES. Le *foramen magnum* est rond. Les arcades dentaires sont divergentes comme chez *Phaner* mais l'écart est ici maximum au niveau de M^2.

La première prémolaire P^2 est très longue, presqu'autant que les canines. Il en est de même, à un titre moindre, de la deuxième prémolaire P^3. Contrairement à ce qui se rencontre chez les *Cheirogaleus*, P^4 est très petite et monocuspide. Les molaires supérieures portent des cuspides aiguës comme les *Microcebus*, ainsi qu'un petit hypocone sur M^1 et M^2.

Source : MNHN, Paris

A la mâchoire inférieure, en arrière du peigne dentaire, les deux premières prémolaires P_3 et P_3 sont très allongées.

Ce genre est par conséquent caractérisé par une tendance à l'allongement des cuspides, ce qui confère un aspect caniniforme à huit prémolaires sur douze, les quatre autres ne montrant aucune tendance à la molarisation.

5-4. *Phaner furcifer*, Blainville, 1841.

Ce genre monospécifique, rare, localisé dans les forêts tropicales humides du Nord-Est de l'île et dans l'Ouest, se reconnaît craniologiquement aisément par la présence d'une longue prémolaire P^2 caniniforme qui double en arrière la canine vraie et par la forte taille des incisives médianes I^1, très proclives, portées par un prémaxillaire allongé mais qui ne se prolonge guère au delà des racines de I^1, contrairement au prémaxillaire de *Microcebus* qui se termine par une épine sous-nasale.

Les deux rangées de dents de la mâchoire supérieure sont disposées presque parallèlement, mais les dernières molaires sont plus resserrées. La dernière prémolaire P^4 ne possède qu'une très petite cuspide externe et les deux premières molaires ne portent sur le *cingulum* qu'une cuspide postérieure linguale de petite taille.

Le peigne dentaire est extrêmement allongé et couché, et les canines, incisiformes, sont parfaitement intégrées. Parmi les prémolaires, seule P^2 est caniniforme. La dernière molaire, dépourvue d'hypoconulide, est quadricuspide.

Les frontaux sont légèrement bombés et la constriction postorbitaire est telle que le diamètre interorbitaire n'atteint pas la moitié de la largeur du frontal post-orbitaire. Le processus paraoccipital est bien marqué. Les bulles tympaniques sont extrêmement saillantes.

Ce genre se distingue des autres Cheirogaléinés par d'autres caractères originaux :

— On trouve chez les deux sexes une glande de marquage impaire, située sur la face ventrale du cou. Elle est constituée d'une couche superficielle de glandes sébacées et d'une couche profonde de glandes sudoripares. Chez le mâle, les éléments superficiels sont beaucoup plus développés (Rumpler et Andriamiandra, 1971). Il n'existe aucune trace de glandes de cette sorte chez *Microcebus* et *Cheirogaleus* et on n'en retrouve l'équivalent que chez le mâle de *Varecia*.

— Chez les Cheirogaléinés, les coussinets palmaires et plantaires sont extrêmement primitifs : très saillants et distincts, ils évoquent ceux des Insectivores, d'autant plus que les parties proximales sont largement occupées par des verrues (Rumpler et Rakotosamimanana, 1971). Ces dernières ne portent pas de crêtes chez *Microcebus* et *Cheirogaleus*, mais en sont pourvues chez *Phaner*.

— Les caryotypes séparent encore *Phaner* des autres Cheirogaléinés (Rumpler et Albignac, 1971). Tous les *Microcebus* et *Cheirogaleus* sont remarquables, malgré leur morphologie différente, par un caryotype unique et très primitif à $2N = 66$ chromosomes dont 64 autosomes tous acrocentriques. Par contre, le chromosome X est médiocentrique et Y acrocentrique punctiforme.

Chez *Phaner*, la formule est très différente : $2N = 46$ et le nombre fondamental ($N.F. = 60$) n'est pas le même : parmi les 44 autosomes, on trouve deux paires de médians, 6 paires de submédians, 9 paires de grands acrocentriques et 5 paires de petits acrocentriques. Les gonosomes sont du même type que ceux des autres Cheirogaléinés.

— Par son écologie enfin, *Phaner* se révèle particulier : sa démarche quadrupède rappelle celle des *Lemur*, avec la queue dressée verticalement et l'arrière-train relevé et non pas aplati sur le support comme les Chirogales. Comme les *Lemur*, *Phaner* adopte volontiers une position assise, adossée contre un tronc, à la fourche d'un arbre.

L'ensemble de ces caractères a conduit certains auteurs comme J. J. Petter et Y. Rumpler à admettre l'existence d'une tribu des Phanérinés distincte des Cheirogaléinés.

5-5. *Conclusion*.

Parmi les Cheirogaléinés, les quatre genres diffèrent par des caractères craniologiques et dentaires qui justifient les distinctions d'ordre générique. Plusieurs tendances évolutives se manifestent dans le groupe :

Source : MNHN, Paris

— l'acquisition d'une couronne de plus en plus élevée et caniniforme sur les premières prémolaires, en passant des genres *Cheirogaleus*, *Microcebus*, *Phaner* et *Allocebus* ;

— la molarisation de la dernière prémolaire, qui correspond à un ordre inverse des genres ;

— l'apparition d'un petit hypocone sur le *cingulum* des deux premières molaires de *Microcebus*, *Allocebus* et *Phaner*. Il s'agit en fait, comme pour le caractère précédent, d'une tendance généralisée chez les LÉMURIFORMES.

Par ces caractères ostéologiques, anatomiques et biologiques, *Cheirogaleus* apparaît comme le genre le plus plésiomorphe. Les lignées aboutissant aux autres genres se différencient successivement, dans l'ordre, *Microcebus*, *Phaner* et *Allocebus* par « caninisation » progressive des prémolaires, à laquelle se trouvent associés la sphérisation du neurocrâne et l'allongement du tarse (fig. 48) Aucun repère chronologique ne permet d'apprécier le rythme de différenciation.

FIG. 48. — CHEIROGALEIDES — Esquisse phylogénétique.
Ch : Cheirogaleus, MI : *Microcebus*, PH : *Phaner*, AL : *Allocebus*.

b.2 — *Les Lémurinés* MIVART, 1864.

Les Lémurinés constituent un groupe hétérogène, représentés par trois genres principaux, *Lemur s.l.*, *Hapalemur* et *Lepilemur*. Contrairement aux Cheirogaléinés, cette sous-famille ne présente pas de caractères lorisiformes et constitue avec les Indridés, les Lémuriens typiques de Madagascar.

1. — *Lemur s.l.*

Les *Lemur* actuels, *Varecia*, ainsi que les *Pachylemur* subfossiles ont fait l'objet d'une étude séparée antérieure. Rappelons qu'il s'agit d'un groupe au caryotype homogène pour les formes actuelles au moins. Caractérisés par un crâne à museau allongé, des orbites petites et une forte constriction post-orbitaire, les *Lemur* ont un mode de vie crépusculaire à diurne. Parmi les *Lemur s.s.*, les analyses typologiques distinguent *L. catta* par la plus grande sphérisation du neurocrâne, la grande hauteur de l'écaille occipitale, les orbites plus grandes et le museau court. Cette distinction se retrouve dans les caractères morphologiques (glandes de marquage, urètre clitoridien) et écologiques.

Source : MNHN, Paris

2. — *Hapalemur* Geoffroy, 1815.

Le genre *Hapalemur* comprend deux espèces très dissemblables :

— *H. simus* Gray, 1870, de grande taille, qu'on ne connaissait que par quelques exemplaires déposés dans les musées de Paris et de Londres ; une expédition dans l'Est-Betsileo vient de retrouver cette forme considérée comme disparue depuis plusieurs dizaines d'années (Petter, com. pers. 1972).

— *H. griseus* Link, 1795, de taille moyenne pour un Lémuridé, est au contraire répandu dans toutes les forêts de Madagascar. Les deux variétés qu'on a cru distinguer n'ont pas été discernées au cours des récentes observations sur le terrain (Petter et Peyreras, 1970) et semblent devoir se ramener à *H. g. griseus*. Par contre, une variété légèrement plus grande, strictement localisée dans les *Phragmites* et les *Papyrus* des bords du lac Alaotra (Centre-Est de Madagascar) a été reconnue.

2.1. *Caractères de Lémuridés*

La plupart des caractères morphologiques et anatomiques rapprochent les *Hapalemur* des Lémuridés, et plus spécialement des *Lemur* :

— la disposition des vibrisses ;

— la structure générale des membres ; la main est très semblable à celle des Lémurs et porte des coussinets bien individualisés, avec le premier interdigital C1 fusionné avec le thénar Th ; l'hypothénar distal Hd est bien formé et soudé à l'hypothénar proximal Hp dont il n'est séparé que par un pli de flexion ; au niveau du pied, la disposition est plus évoluée que chez *Lemur* ; dans la région proximale externe, l'hypothénar proximal Hp est bien circonscrit, toutes les verrues étant soudées en un coussinet réuni à l'hypothénar distal Hd ; par contre, le thénar n'est représenté que par de nombreuses verrues non cohalescentes, comme chez *Lemur* ; le premier interdigital C1 est subdivisé en quatre coussinets (fig. 49).

— de nombreux détails de l'architecture crânienne : le *foramen* malaire très gros, la structure des bulles auditives très renflées, l'extension du palais...

— l'anatomie de la plupart des muscles et des organes ;

— le caryotype caractérisé par le même nombre fondamental et les deux chromosomes médiocentriques constants chez *Lemur*.

2-2. *Caractères de Lemur catta.*

Un certain nombre de caractères évoque de manière très précise *Lemur catta* :

— la présence de glandes de marquage au niveau des membres supérieurs : une paire de glandes brachiales chez le mâle et une paire de glandes antébrachiales représentées chez les deux sexes (Appolter, 1938). La localisation, la morphologie, l'anatomie et l'histologie de ces glandes sont extrêmement voisines chez *L. catta* et *H. griseus*. Les récentes captures ont montré que ces glandes sont également présentes chez *H. simus*, avec des localisations légèrement différentes.

— certaines dispositions morphologiques et anatomiques des *genitalia* : il existe un urètre clitoridien qui débouche au niveau d'un méat terminal, sous deux lobes dorsaux ; on trouve également au niveau du hile et de la *medulla* ovarienne un réseau réticulé tubuliforme, vestige d'origine embryonnaire ;

— la structure de l'hémoglobine : l'électrophorèse met en évidence deux composants de même mobilité que ceux de *L. catta* ; l'analyse de l'hémoglobine des autres *Lemur* s.s. ne révèle qu'un composant unique (Buettner-Janusch et Buettner-Janusch, 1964) :

— le jeune est transporté agrippé à la fourrure, sur le dos de la mère, et non sous le ventre.

2-3. *Caractères originaux.*

Sur de nombreux points particuliers, *Hapalemur* possède des caractères qui ne se rencontrent pas chez la plupart des Lémuridés :

Source : MNHN, Paris

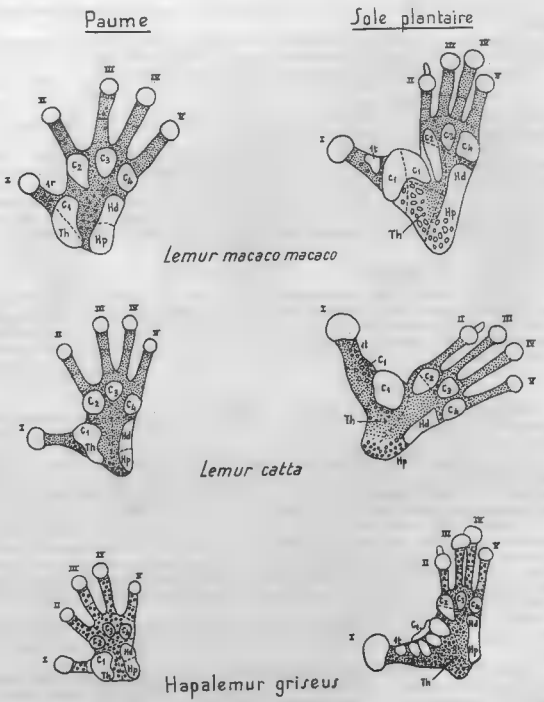


FIG. 49. — LÉMURINÉS : Soles palmaires et plantaires.
I-V : *doigts*, 1 r : *c. radial*, 1 t : *c. tibial*, c. 1-4 : *coussinets interdigitaux*, hd : *coussinet hypothénarien distal*, hp : *c. h. proximal*, Th : *coussinet thénarien*
(d'après RAKOTOSAMIMANANA et RUMPLER, 1970).

Source : MNHN, Paris

Morphologie :

— les oreilles externes sont de petite taille, arrondies, et ressemblent au pavillon des oreilles humaines ;

— le méat urètral, comme chez *Lepilemur*, est vertical et situé à l'extrémité du pénis du côté dorsal, au-dessus de la coiffe cornée qui recouvre l'extrémité bifide du *baculum* ;

— les mamelles, au nombre de deux paires, sont pectorales et inguinales ;

Anatomie :

— la voûte crânienne est très convexe et au niveau de la paroi interne de l'orbite, le frontal et le maxillaire s'affrontent en arrière du lacrymal ;

— la mâchoire est très courte et porte des dents qui se chevauchent vers l'avant et du côté externe, en particulier P^2 et P^3 ; la troisième prémolaire P^4 est très molariforme : à un trigone bien développé, s'adjoignent deux très petites cuspides d'origine cingulaire qui confèrent au bord lingual de la dent un contour quadratique caractéristique ; chez *H. simus*, P^4 et les trois molaires supérieures sont toutes quatre subégales et P^3 est de plus elle-même très molarisée ; à la mâchoire inférieure prolongée par une forte branche montante, les molaires ont tendances à conserver la cuspide antérieure du trigone primitif ;

Biologie :

C'est surtout par son habitat extrêmement spécialisé que se distingue *Hapalemur* : il vit en groupements familiaux dans des touffes de grands bambous qu'il quitte rarement pour se déplacer sur le sol et ces Graminées constituent l'essentiel de sa nourriture ; les formes du lac Alaotra ne touchent pratiquement jamais la terre ferme et restent cantonnées dans les roseaux et autres plantes aquatiques dont elles se nourrissent.

2-4. Formes subfossiles.

Parmi les fossiles, le groupe des *Hapalemur* est pauvrement représenté par une portion faciale en médiocre état portant une canine et une série de dents jugales, deux maxillaires et trois branches mandibulaires, découverts dans la région de l'Itasy, sur les Hauts Plateaux. Ces pièces ont d'abord été rapportés à une espèce subfossile *H. gallieni* Standing 1905 mais Lamberton (1939), se basant sur les caractères dentaires, a créé un nouveau genre, *Prohapalemur*. C'est la molarisation des prémolaires qui a atteint P^3 et P^4 qui l'a conduit à cette distinction, le passage progressif de P^3 à M^3 chez la forme subfossile contrastant avec la nette différence entre P^3 non molarisée et P^4 chez *H. griseus*.

Ces auteurs ne disposaient probablement pas de crâne de *H. simus* car ils auraient été frappés par l'extrême ressemblance entre les pièces subfossiles et les éléments correspondants du plus grand des *Hapalemur*. Tous les caractères génériques de la nouvelle forme se retrouve chez ce dernier (fig. 50), la molarisation des prémolaires, les molaires supérieures subégales, quadratiques par suite du développement d'un hypocone, les cannelures de la canine supérieure, les dents constituant le peigne dentaire, moins proclives que chez *H. griseus*.

Quant à la prétendue alvéole unique percée dans le prémaxillaire en avant des canines, l'examen attentif de la pièce montre qu'il s'agit de deux alvéoles cohalescentes, telles qu'elles sont disposées chez *H. simus*.

En conséquence, *Prohapalemur gallieni* n'est très certainement que la forme subfossile de *Hapalemur simus* qui s'est prolongée jusqu'à nos jours pratiquement sans modifications. La taille légèrement plus grande de la forme subfossile (la dimension séparant le bord antérieur de la canine du bord postérieur de la dernière molaire mesure 43 mm chez celle-ci et 35 chez l'actuelle) permet tout au plus d'en faire une variété *H. simus robustus*, comme pour plusieurs autres genres de Lémuriens subfossiles de Madagascar.

3. — *Lepilemur* Geoffroy, 1851.

Ce genre, aux espèces mal définies, présente, à un niveau élevé, une position taxonomique sujette à caution : appartenant indiscutablement aux Lémuridés par la plupart des caractères dont la présence

Source : MNHN, Paris

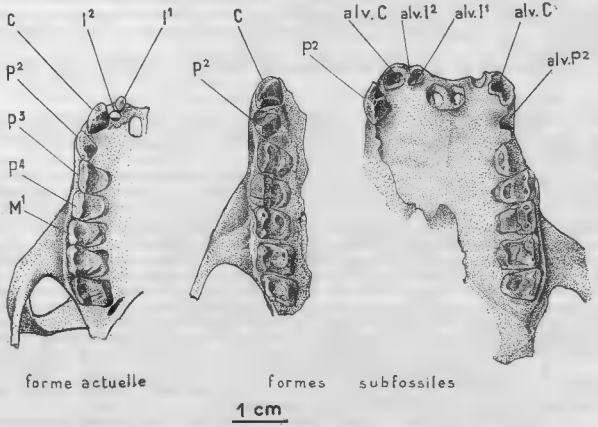


FIG. 50. — *Hapalemur simus* — Arcade maxillaire. alv. : alvéole dentaire.

de trois prémolaires à chaque demi-mâchoire, *Lepilemur* a été classé parmi les membres de la sous-famille des Lémurinés (*Lemur, Hapalemur*), avec lesquels il a peu d'éléments communs. En effet, à des caractères qui se rencontrent d'une part chez les Cheirogaléinés, d'autre part chez les Indrisinés, se superposent des particularités qui en font un genre qui s'intègre mal parmi les Lémurinés.

3-1. *Caractères de Cheirogaléinés.*

— Plusieurs dispositions concernant l'appareil génital ne sont représentées ailleurs que chez les Cheirogaléinés. Chez le mâle, l'urètre traverse l'extrémité bifide du *baculum* et se termine au niveau d'un méat dorsal et transversal. Chez la femelle qui possède un os clitoridien bifide, on observe une fermeture périodique de l'orifice vaginal entre les phases d'activité sexuelle ; l'ovaire contient encore chez le nouveau-né des cordons de PFLÜGER qui se résorbent rapidement ;

— le tarse est plus allongé que chez les autres Lémurinés.

— la forme du neurocrâne, long et aplati, correspond à un encéphale peu développé, avec des hémisphères cérébraux qui ne recouvrent pas dorsalement le cervelet ;

— le colon présente une anse en U simple ;

— du point de vue biologique, le mode de vie solitaire et nocturne correspond à celui des Chirogales, de même que le comportement de la mère vis-à-vis du jeune qui est porté entre les dents, par la peau du flanc.

A côté de ces caractères typiquement cheirogaléiformes, on trouve des dispositions qui se rencontrent chez la plupart des Lémuriens malgaches, à l'exception des Lémurinés parmi lesquels sont classiquement placés les *Lepilemur* : trou malaire de très petite dimension, trou rond confondu avec la fissure sphénoïdale...

Source : MNHN, Paris

Enfin, c'est dans ce genre que se rencontrent certaines réalisations les plus primitives parmi les Lémuriens : dans l'orbite, le frontal et le maxillaire s'affrontent suivant une courte suture, en arrière du lacrymal. L'indice d'encéphalisation est le plus bas de tous les Lémuriens : I. E. = 241 (Bauchot et Stephan, 1966).

Par un certain nombre de caractères plésiomorphes, *Lepilemur* rappelle donc les Cheirogaléinés.

3-2. *Caractères d'Indrinés.*

A divers caractères absents chez les Cheirogaléinés mais communs aux Lémurinés et aux Indrinés (distribution des vibrisses, une paire de mamelles pectorales, un jeune par portée...) sont associés des caractères proprement indriformes :

— sur le crâne, le cartilage qui tapisse la fosse glénoïde se prolonge sur la face antérieure de l'apophyse glénoïde ; les lames ptétygoïdiennes externes se prolongent en arrière jusqu'au niveau des bulles tympaniques en ménageant une paire d'orifices ptérygo-spineux à la base de celle-ci ; le trou rond est confondu avec la fissure sphénoïdale ; le lacrymal a sa portion faciale très large et n'entre pas en contact avec le nasal, d'où l'existence d'une suture maxillo-frontale, ici assez longue ;

— au niveau des membres, très allongés, la main, étroite, présente un carpe où l'os central est soudé au scaphoïde, disposition qui ne se retrouve, parmi les Lémuriens, que chez *Indri* et *Lichanotus*, deux Indrinés ; les membres antérieurs et postérieurs sont très disproportionnés, les premiers étant beaucoup plus courts : le rapport intermembral (I.I = 64) est le même que chez *Propithecus* et *Indri* ; cette disposition correspond à un mode de locomotion semblable : les *Lepilemur* sont des grimpeurs qui évoluent par bonds, de branches verticales en troncs ; la queue, courte, reste passive contrairement à celle des *Lemur* chez qui elle est dressée ; en posture d'arrêt, l'animal se tient le corps vertical ;

— la colonne vertébrale présente quelques particularités propres aux Indrinés : les vertèbres cervicales sont profondément échancrées en arrière au niveau des arcs neuraux ; l'axis ne possède pas de prolongement vers l'arrière comme chez les autres Lémuridés ;

— les glandes salivaires sont très développées, en particulier les parotides, en liaison avec un régime strictement végétarien ;

— les cornes utérines sont courtes.

Tous ces caractères, qui évoquent le groupe des Propithèques, sont quelquefois liés à des convergences : l'allongement du segment distal des membres postérieurs résulte surtout de l'allongement du tarse chez *Lepilemur* tandis que chez les Indrinés, c'est surtout le métacarpe qui s'étire. D'autre part, malgré un habitat et un régime alimentaire semblables, *Lepilemur* et *Propithecus* n'occupent pas la même niche écologique et ne sont pas concurrents, le premier étant nocturne et les seconds diurnes.

3-3. *Caractères génériques.*

La principale particularité des *Lepilemur* réside dans l'absence d'incisive à la mâchoire supérieure, fait unique chez les Lémuriens actuels. Cependant, l'importance de cette singularité ne doit pas être exagérée car la tendance à la régression des incisives supérieures existe chez plusieurs LÉMURIFORMES (*Microcebus*, *Lemur*). D'autre part, la denture lactéale comporte des incisives supérieures. De cette réduction découle une forme inhabituelle du museau qui permet de reconnaître immédiatement un crâne de Lépilemur : les prémaxillaires, très courts, ne débordent que très peu le niveau des racines des canines, ce qui confère au museau de ce genre un aspect quadratique caractéristique, impression renforcée par le parfait alignement des canines et des cuspides vestibulaires des trois prémolaires et des trois molaires, disposées suivant deux crêtes denticulées rectilignes légèrement divergentes. Rappelons que les dents jugales ressemblent beaucoup à celles des Lémurs. Les prémolaires s'élargissent régulièrement de P^2 unicuspide à P^4 qui porte un protocone bordé par un faible *cingulum* lingual. La taille de cette dernière dent est nettement inférieure à celle de la première molaire M^1. Les molaires sont tricuspides avec un fort bourrelet lingual renforcé dans les angles de la dent, sans cependant constituer de cuspide nettement différenciée. La dernière molaire est légèrement plus petite que les deux précédentes, subégales.

Source : MNHN, Paris

A la mandibule, au peigne fait suite une première prémolaire P_2 caniniforme spatulée, puis deux autres dents au talonide croissant. Les molaires sont quadricuspides avec des crêtes transversales. M_3 présente un fort hypoconulide postérieur. Il ne semble pas que la différenciation établie par Forsyth-Major entre des formes à petites dents colorées en noir (forme microdon) et des formes à dents normales puisse être mise en relation avec les variations de couleur du pelage classiquement utilisées pour distinguer des espèces elles-mêmes peu sûres.

En dehors des dents, le crâne présente la particularité de ne pas présenter de *foramen* carotidien à la base des bulles tympaniques. La mandibule a une forme caractéristique, le processus condylaire ne présentant pas de rétrécissement avant de se raccorder à la branche montante.

Sur le plan morphologique, à côté de particularités de détail comme la brièveté de la queue pour un Lémuridé, la modification des épines cornées en écailles aplaties sur le pénis, la disposition des coussinets palmaires et plantaires présente plus d'intérêt : en effet, les parties distales des membres, très allongées et étroites, portent des bourrelets bas qui montrent une très nette tendance à se souder (Rumpler et Rakotosamimanana, 1971) :

— sur la main, du côté distal, les coussinets interdigitaux CIII et CIV sont fusionnés et il s'y adjoint parfois CII qui n'est séparé des précédents que par un pli de flexion ; du côté interne le premier coussinet CI est associé au thénar Th et du côté externe, l'hypothénar proximal Hp, bien individualisé, est réuni à l'hypothénar distal Hd ; le centre de la main est occupé par des petites verrues munies de crêtes dermatoglyphiques ;

— sur le pied, la tendance à la fusion est encore plus grande ; toute la partie proximale est occupée par un bourrelet en arc qui englobe CIV, Hd, Hp, Th et, avec une liaison d'importance variable, peut-être à signification taxonomique, CI ; dans la partie distale de la sole plantaire, les deux coussinets interdigitaux CIII et CIV montrent également une forte tendance à la fusion.

Chez aucun autre Lémurien ne se manifeste une tendance aussi marquée pour la coalescence des coussinets palmaires et plantaires.

Sur le plan de l'anatomie, on trouve aussi diverses particularités qui ne se retrouvent qu'à l'état isolé chez certains genres de divers LÉMURIFORMES, comme une excroissance sacculaire du côté dorsal du larynx (cf. *Microcebus* et *Varecia*), ou des spécialisations poussées à l'extrême, comme le *coecum* énorme qui s'enroule en spirale sur deux tours et demi, comme chez les Indrinés, ou encore des dispositions originales comme le pancréas à deux corps présentant chacun un conduit distinct qui débouche en aval du conduit biliaire.

Enfin les études de caryotypes (Rumpler, comm. pers.), non encore achevées, mettent en évidence une extraordinaire variété, inattendue dans un genre. Non seulement le nombre des chromosomes est variable mais le nombre fondamental lui aussi fait l'objet d'importantes fluctuations. Pas plus par la forme que par le nombre des chromosomes, *Lepilemur* ne se rattache aux autres Lémurinés, sinon par la présence du grand chromosome médiocentrique. Certains chromosomes, reconnaissables à un satellite « marqueur », mettent en évidence des translocations réciproques qui viennent masquer et compliquer l'éventuelle évolution par fusion centrique. Ce genre se révèle particulièrement intéressant mais complexe sur le plan cytogénétique et les études ultérieures permettront sans doute de débrouiller les relations taxonomiques que les divers auteurs se sont attachées à distinguer.

3-4. *Conclusion : Lepilemur et les Lémurinés.*

Cette revue des différents caractères à signification évolutive fait apparaître chez *Lepilemur* une structure générale de Lémuridé (dents jugales, anatomie des membres...) ayant conservé des caractères plésiomorphes qui se rencontrent surtout chez les Cheirogaléidés (orbite, appareil digestif et génital, biologie) et qui présentent, à côté de caractères originaux (absence d'incisives, coussinets palmaires et plantaires, caryotypes), des dispositions propres aux Indrinés (architecture du squelette au niveau du crâne, des membres et de la colonne vertébrale, régime alimentaire). C'est pourquoi il est surprenant que ce genre ait été rangé parmi les Lémurinés dont il a peu de caractères, sinon ceux propres aux Lémuridés s.l., en particulier au niveau des dents jugales.

Se basant sur le calcul des indices d'encéphalisation, Stephan et Bauchot (1965) avait scindé

Source : MNHN, Paris

la sous-famille des Lémurinés en deux tribus, les Lémurini, groupant *Lemur* et *Varecia* à I. E. élevé, compris entre 429 et 642, et les Lepilemurini groupant *Lepilemur* et *Hapalemur* à l'indice d'encéphalisation très bas, de l'ordre de 240. Nous avons vu qu'anatomiquement, *Hapalemur* devait être rattaché à *Lemur* et non à *Lepilemur* qui se trouve à part. C'est pourquoi nous suivrons la suggestion de Rumpler et Rakotosamimanana (1971) pour isoler le genre *Lepilemur* dans la sous-famille des Lépilémurinés. Ainsi le groupe des Lémuridés classique se subdiviserait en :

F. des Cheirogaléidés

- s.f. des Cheirogaléinés — g. *Cheirogaleus*, *Microcebus*
- s.f. des Phanérinés — g. *Phaner*, *Allocebus* (?)

F. des Lémuridés s.s.

- s.f. des Lémurinés — g. *Lemur*, *Varecia*, *Pachylemur* (fossiles), *Hapalemur*
- s.f. des Lépilémurinés — g. *Lepilemur*

Du point de vue fossile, les *Lepilemur* sont connus dans les gisements subfossiles du Centre et du Sud-Ouest de Madagascar par deux branches incomplètes de mandibule et quelques os longs des membres.

Lepilemur habitait donc vraisemblablement toute la surface de l'île à cette époque, tandis que maintenant, le genre ne se rencontre plus que dans les forêts du pourtour de l'Ile. Les formes disparues ressemblent beaucoup aux formes actuelles, l'une d'entre elles étant peut-être nettement plus petite.

c) — Conclusion.

D'après les résultats des considérations précédentes, les Lémuridés s.l. constituent trois ensembles tels que :

— les Cheirogaléidés retiennent le plus de caractères plésiomorphes mais présentent des spécialisations de type lorisiforme ;

— les Lémurinés conservent moins de caractères plésiomorphes que le groupe précédent et s'orientent dans une voie typiquement léméuriforme ;

— les Lépilémurinés, à nombreux caractères apomorphes, tout en étant de véritables Lémuridés, possèdent des caractères qui s'épanouiront chez les Indridés.

Ces relations phylogénétiques peuvent se résumer par un schéma (fig. 51) où aucun élément ne permet de préciser l'âge des ramifications.

Si on se reporte aux nuages de points-observations distingués par l'analyse factorielle, on obtient un schéma de filiation basé sur la structure du crâne (fig. 52).

Source : MNHN, Paris

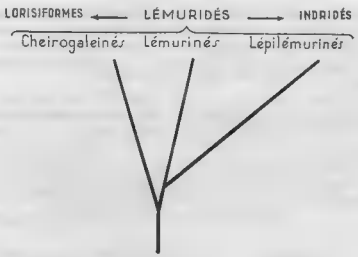


FIG. 51. — LÉMURIDÉS — Schéma phylogénétique.

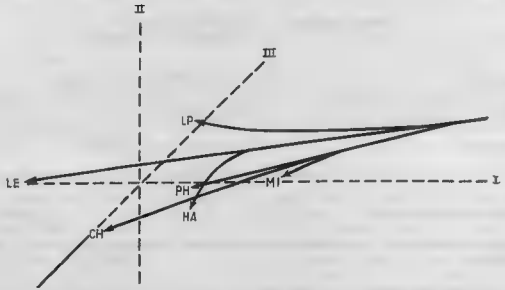


FIG. 52. — LÉMURIDÉS : Schéma phylogénique basé sur l'analyse factorielle (33 variables crâniennes).
Cheirogaléinés : CH : *Cheirogaleus*, MI : *Microcebus*, PH : *Phaner*.
Lémurinés : LE : *Lemur s.l.*, HA : *Hapalemur*.
Lépilémurinés : LP : *Lepilemur*.

Source : MNHN, Paris

B. — LES INDRIDES ET DAUBENTONIIDES ACTUELS, LES LEMURIFORMES SUBFOSSILES ET FOSSILES

Le petit nombre des crânes de Lémuriens subfossiles nous a conduit à réunir, en analyse factorielle et classification automatique, aux Indridés et *Daubentonia* actuels, les Indridés subfossiles et les autres groupes de LEMURIFORMES malgaches actuellement disparus, ainsi qu'*Adapis*, du Tertiaire. L'échantillon ainsi constitué est extrêmement hétérogène et la classification adoptée par Hill, 1953 (tab. 26) servira de base à cette étude.

Tableau 26. — Indridés et Daubentoniidés actuels, LÉMURIFORMES subfossiles et fossiles : classification (d'après Hill, 1953)

Indridés		*Indri* Geoffroy, 1876 *Propithecus* Bennett, 1832 *Lichanotus* Illiger, 1811 = *Avahi* Jourdan, 1834
	Indrinés	*Mesopropithecus* Standing, 1905 *Neopropithecus* Lamberton, 1936
		Palaeopropithecus Grandidier, 1899 *Archaeoindris* Standing, 1908
	Archaeolémurinés	*Archaeolemur* Filhol, 1895 *Hadropithecus* Lorenz, 1900
Mégaladapidés		*Megaladapis* Forsyth Major, 1893
Adapidés		*Adapis* Cuvier, 1821
Daubentoniidés		*Daubentonia* Geoffroy, 1795

a) — Analyses typologiques.

L'analyse factorielle et la classification automatique par la variance portent sur 65 individus et 33 variables.

1. — *Analyse factorielle des correspondances.*

1-1. *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	54,3	18,6	6,6	4,5	4,3
		79,5			

Source : MNHN, Paris

La représentation est très bonne dans un espace à trois dimensions et même le premier plan factoriel donne à lui seul une bonne image du nuage multi-dimensionnel par suite de la forte prédominance de l'axe I, et à un degré moindre, de l'axe II.

1-2. *Les 33 points-variables.*

Axe I.

Variables de la région orbitaire.

Les variables orbitaires sont fortement excentrées mais ne constituent pas les pôles extrêmes de la distribution des points-variables. On retrouve ici la classique opposition entre les points représentant les dimensions des orbites (HOR, LOR) et ceux liés à leur écartement, la largeur interorbitaire (LIO) jouant un rôle plus discriminant que la largeur bioptique (LOP). Le diamètre maximal biorbitaire (LEO) se trouve en position moyenne, plus près des points HOR et LOR, ce qui montre que les grandes valeurs que prend cette variable sont obtenues par deux mécanismes : accroissement relatif soit du diamètre des orbites soit de la largeur interorbitaire, ou plus vraisemblablement par combinaison des deux facteurs, avec en général, prédominance du premier.

Variables de la face.

Deux points-variables associés à la face comptent parmi les points les plus excentrés de la distribution suivant l'axe I : ce sont ceux liés à la longueur du massif facial (nasion-prosthion NAF et longueur du palais PAL). La « longueur de l'arcade dentaire » (ARD) est fortement décentrée dans la même direction mais moins éloignée : cette dissociation des variables PAL et ARD est liée à la plus ou moins grande extension des prémaxillaires qui peuvent être réduits et démunis de dents. Ces trois variables constituent un pôle facial opposé à un pôle « neurocrâne » sur l'axe I.

Par contre, les variables liées à la largeur du palais (LM2) et à l'ouverture nasale (LNE) se projettent sur l'origine et la hauteur des narines n'en est pas très éloignée. Ce sont des variables dont les valeurs relatives sont parmi les plus stables de l'ensemble.

Au pôle facial sont annexés les points-variables mixtes liés à la longueur totale du crâne (basion-prosthion BPR et prosthion-inion PRI) : la longueur du crâne est fortement corrélée avec la dimension du massif facial, la longueur du neurocrâne variant peu comme l'atteste la position près de l'origine de NAO (nasion-opisthocranion).

Variables du neurocrâne.

Les points représentatifs des variables du neurocrâne sont bien groupés et constituent un nuage situé entièrement sur le demi-axe I opposé à celui où se projette le pôle facial, sans être très éloigné de l'origine, à l'exception du point lié à la largeur frontale minimale en arrière des orbites (LFR) qui représente le point le plus éloigné de l'ensemble des points-variables du nuage. Sur l'axe I, largement dominant, il s'établit un gradient entre les formes à petites orbites écartées, museau long et neurocrâne peu volumineux séparé de la face par une très forte constriction post-orbitaire, et les formes à museau court, à orbites rapprochées et de grandes dimensions, à neurocrâne très développé.

Dans le nuage des points-variables, ce sont les points liés aux longueurs du neurocrâne qui sont situés du côté du pôle facial (nasion-basion NAB, nasion-opisthocranion NAO, bregma-lambda BRL) tandis que ceux qui marquent la sphérisation du neurocrâne se trouvent du côté opposé (hauteur du neurocrâne HCA, largeur bi-pariétale LBP). Il est remarquable que la variable la plus centrée, pour un groupe aussi hétérogène, soit constituée par la plus grande longueur du neurocrâne (NAO), ce qui traduit une grande stabilité relative.

Source : MNHN, Paris

Axe II.

Variables de la région orbitaire.

Tous les points-variables liés à la région orbitaire sont décalés sur le même axe et s'opposent aux points-variables de la face et du neurocrâne.

Variables de la région faciale.

Les six points intéressés se projettent au voisinage de l'origine et ne jouent qu'un rôle très faible pour la répartition des points-observations suivant l'axe II.

Variables du neurocrâne.

A l'exception de LFR (largeur frontale minimale), tous les points-variables du neurocrâne se projettent de part et d'autre et non loin de l'origine, avec un léger décalage en sens opposé aux projections des points-variables de la région orbitaire.

Du côté de ces derniers, on trouve les variables de la région occipitale : hauteur de l'écaille OLB, hauteur et largeur du *foramen magnum* HFM et LFM. En position médiane sont groupées toutes les longueurs qui sont au contraire très étalées suivant l'axe I : nasion-basion NAB, bregma-lambda BRL, nasion-lambda NLC et NLA, nasion-bregma NBC et NBA. Enfin, du côté le plus éloigné de l'origine, se projettent les points-variables liés à la largeur du neurocrâne : largeur bicondylienne antérieure LBA, largeur bicondylienne LBC, largeur bistylomastoïdienne LSM, largeur bipostglénoïdienne LPG, auxquelles est associée la largeur bizygomatique LBZ.

Axe III.

Variables de la région orbitaire.

Les points figuratifs se répartissent de part et d'autre de l'origine, non loin de celle-ci. On retrouve la même disposition que sur le premier axe, les cinq points étant presque alignés dans le plan factoriel II.

Variables de la face.

Les points-variables de la face se projettent sur un seul demi-axe, celui qui est caractérisé par les projections des largeurs des crânes.

Variables du neurocrâne.

Les points liés aux variables du neurocrâne sont largement étalés de part et d'autre de l'axe III qui les sépare en deux ensembles. Le premier comporte toutes les variables mesurant la longueur du neurocrâne (nasion-basion NAB et nasion-opisthocranion NAO, tous deux près de l'origine) et surtout la longueur de la voûte crânienne (nasion-bregma NBA et NBC, nasion-lambda NLA et NLC, bregma-lambda BRL, beaucoup plus excentrés, en particulier ce dernier). La « hauteur du *foramen magnum* » (HFM) est situé du côté de l'axe III consacré aux largeurs tandis que la « hauteur de l'écaille » (OLB), au contraire, est largement décalée de l'autre côté de l'axe : la disposition du point OLB, opposé à HFM et NLC-BRL encore plus éloignés, montre que l'écaille occipitale s'accroît à la fois par avancée du lambda et par diminution de la hauteur du *foramen magnum*, cette dernière influence étant moindre.

Sur le deuxième demi-axe, se projettent les variables liées aux largeurs. C'est la largeur de la base du crâne, la largeur biovale (LOV), qui a la projection la plus excentrée. La « largeur du *foramen magnum* » (LFM) est située dans cet ensemble et se trouve donc très dissociée de la « hauteur » (HFM).

Source : MNHN, Paris

Entre ces deux groupes de points-variables, on trouve, au voisinage immédiat de l'axe III, les points-variables associés à la hauteur du neurocrâne (HCA et BBR).

1-3. *Les 65 points-observations.*

Les points-observations sont répartis en plusieurs sous-ensembles très dispersés correspondant aux différents genres :

— *Lichanotus* (AV) terme générique qui remplace *Avahi* suivant la règle d'antériorité.
— *Propithecus* (PR)
— *Indri* (IN)
— *Neopropithecus* et *Mesopropithecus* (ME)
— *Palaeopropithecus* (PA) et *Archaeoindris* (AI)
— *Archaeolemur* (AR) et *Hadropithecus* (HD)
— *Megaladapis* (MG)
— *Adapis* (AD)
— *Daubentonia* (DA)

1. — *Les Indridés actuels.*

Dans le plan factoriel I, le plus représentatif, les trois nuages de points, bien séparés, des *Lichanotus* (AV), *Propithecus* (PR) et *Indri* (IN) sont alignés dans cet ordre, parallèlement à l'axe I, et entièrement localisés dans le quadrant SE du diagramme. L'axe I intervient surtout par son gradient orbite-massif facial : les Indridés actuels sont des formes à grandes orbites et museau court et ces caractères sont de plus en plus marqués en passant d'*Indri*, *Propithecus* à *Lichanotus* qui constituent trois formes bien séparées.

Par rapport aux variables neurocrâniennes, les Indridés sont situés du côté des points-variables neurocrâniens suivant l'axe I mais en sont éloignés suivant l'axe II à l'exception de LFR : la constriction post-orbitaire est très atténuée. Ce sont surtout les points-variables qui mesurent la base du crâne qui sont éloignés : LBA, LBC, LSM, et les points de la voûte les plus rapprochés : le neurocrâne des trois genres est bâti suivant une structure comparable, avec une voûte bombée et une base étroite. L'axe II ne discrimine pas les trois genres.

Suivant l'axe III, les trois genres s'écartent peu du barycentre, en particulier *Indri* dont le nuage est disposé de part et d'autre de l'axe I, non loin des points LNE, LM2 et NAO : le moins caractéristique des Indridés associe à un neurocrâne allongé un massif facial puissant, large et allongé.

Les Propithèques sont décalés vers le pôle caractérisé par les largeurs de la face inférieure du crâne (LOV, LBC, LPG, LBP), du côté opposé aux grandes longueurs de la voûte (NBA, NLA, BRL), tout en se situant non loin de HCA et BBR : les Propithèques, fortement cérébralisés, ont un vaste neurocrâne par augmentation des diamètres latéraux ; la coûte antérieure et moyenne est peu développée par rapport à l'écaille occipitale (OLB) qui s'accroît. Le *foramen magnum* est ovale, la largeur (LFM) l'emporte sur la hauteur (HFM). Ces caractères sont plus marqués pour *P. diadema* (2PR) que pour *P. verreauxi* (1 PR) qui constituent deux nuages largement accolés.

Au contraire, les *Lichanotus* sont décalés de l'autre côté sur l'axe III : ces formes à gros yeux ont une voûte fronto-pariétale très allongée pour une largeur relativement médiocre du neurocrâne. L'occipital est bas et le *foramen magnum* est ovale, avec le grand axe vertical.

2. — *Les petits Indridés subfossiles.*

Les *Mesopropithecus* (2 ME) et *Neopropithecus* (1 ME), représentés chacun par un exemplaire unique où ont pu être effectuées toutes les mensurations choisies, sont figurés dans l'espace factoriel par deux points voisins situés au niveau des *Indri* par rapport à l'axe I (gradient museau-orbites) mais décalés, suivant l'axe II, du côté opposé aux formes actuelles qui correspondent au pôle orbitaire, vers les variables du neurocrâne : le museau est fort, les yeux sont plus petits et le rétrécissement post-orbitaire très accentué malgré un neurocrâne assez élevé.

Source : MNHN, Paris

Par rapport aux variables neurocrâniennes, plus étalées suivant l'axe III, les deux genres, symétriques par rapport à l'axe I dans le plan factoriel II, montrent des tendances opposées, autant qu'on puisse en juger sur un échantillon aussi réduit. L'amplitude de variation est moindre que celle qui affecte le genre *Indri* et semble donc très peu importante.

3. — *Les grands Indridés subfossiles.*

Les trois crânes de *Palaeopropithecus* et l'unique exemplaire connu d'*Archaeoindris* sont réunis en un petit groupe très isolé sur le premier plan factoriel où ils sont diagonalement opposés aux formes actuelles : par rapport à l'axe I, ils sont situés du côté du pôle facial, non loin de la variable ARD, ce qui traduit une longue arcade dentaire résultant de la projection des incisives vers l'avant. Les orbites sont de petites dimensions mais relativement rapprochées, compte tenu de l'éloignement de LIO.

Le neurocrâne est très allongé (NAB, NAO), aplati (HCA), avec une très forte constriction post-orbitaire (LFR), une voûte pariétale allongée (NLC, BRL) au détriment à la fois des frontaux (NBC) et de l'écaille occipitale (OLB).

Les variables choisies ne mettent pas en évidence un élargissement marqué de la base du crâne, sauf au niveau de la région postérieure du basi-occipital (LBA).

Structuralement, à partir des 33 variables choisies, le crâne d'*Archaeoindris* apparaît aussi voisin des crânes de *Palaeopropithecus* que ceux-ci le sont entre eux.

4. — *Les Archaeolémuridés.*

Ce groupe, bien représenté dans notre analyse, apparaît très homogène et très bien circonscrit.

La disposition du nuage des points par rapport à l'axe I situe les Archaeolémuridés du côté des formes cérébralisées à museau court et orbites d'extension médiocre. Par rapport à l'axe II, les *Archaeolemur* ont une position extrême. Les points-observations sont situés à l'extérieur du nuage des points-variables : c'est l'action répulsive des points-variables situés au pôle opposé qui entraîne cette disposition. Or, du côté opposé se trouvent les variables liées aux orbites : les *Archaeolemur* ont en fait des orbites relativement petites, surtout en largeur (LOR), malgré un espace interorbitaire faible (LIO). La constriction post-orbitaire (LFR) est très forte par rapport à l'importance du neurocrâne. Celui-ci est court (NAO, NAB), mais à base très large (LBC, LSM).

Également répartis suivant l'axe III de part et d'autre de l'axe I, les *Archaeolemur* oscillent entre deux types, l'un à neurocrâne étroit et à voûte bombée, l'autre à large diamètre bicondylien et haute écaille occipitale. Ce gradient semble relever de la variation individuelle, les deux espèces *A. edwardsi* (1 AC) et *A. majori* (2 AC) étant intimement mêlées. L'unique exemplaire d'*Hadropithecus* est situé en position extrême dans le nuage sur les axes II et III, ce qui traduit la présence d'orbites plus petites, d'une constriction post-orbitaire plus forte et d'un élargissement plus grand du neurocrâne d'autre part relativement aplati.

5. — *Les Megaladapidés.*

Le nuage qui représente les cinq crânes de *Megaladapis* est le plus isolé, situé suivant l'axe I à l'extérieur même de la distribution des points-variables liés au massif facial : on retrouve ici un effet de rejet extrêmement accentué, correspondant aux variables qui se projettent sur l'autre côté de l'axe I : ce sont les variables orbitaires HOR et LOR et l'ensemble des variables neurocrâniennes. Parmi celles-ci, la largeur frontale minimale (LFR) et la largeur biparié tale (LBP) sont particulièrement éloignées, tandis que les variables en relation avec la longueur du neurocrâne (NAB, NAO) sont les plus rapprochées. Parmi les variables faciales, PAL (longueur du palais) est plus proche que ARD (longueur de l'arcade dentaire) : le prémaxillaire s'avance au-delà du niveau des canines et ne porte pas d'incisives.

La position très excentrée du nuage de points figurant *Megaladapis* correspond à un type extrêmement original de Lémurien : le massif facial, considérablement allongé, porte des orbites de petites dimensions. Le neurocrâne, séparé de la face par une constriction post-orbitaire extrême, est lui aussi allongé, bas et étroit.

Source : MNHN, Paris

Éloigné de la plupart des variables, le nuage s'écarte peu de l'axe I extrêmement discriminant à lui seul.

L'échantillon analysé ne permet pas de séparer les trois espèces classiquement distinguées.

6. — *Les Adapidés.*

Si l'unique crâne de Lémurien éocène, bien que nettement isolé, se situe non loin de l'origine dans le premier plan factoriel, du côté de *Palaeopropithecus* et *Megaladapis* (face allongée portant des orbites de faibles dimensions, neurocrâne long et étroit présentant une forte constriction post-orbitaire), le point 2AD figurant *Adapis parisiensis* contraste totalement avec tous les autres Lémuriens actuels et subfossiles étudiés par rapport à l'axe III : alors que dans le plan factoriel II les premiers s'écartent peu de l'axe I, 2AD est le point le plus éloigné de l'ensemble de la distribution et se trouve situé très à l'extérieur du nuage englobant tous les points-variables et les autres points-observations. Il s'agit encore d'un effet de répulsion polarisé par la variable BRL (bregma-lambda), et plus généralement, par les variables liées à l'extension sagittale des fronto-pariétaux (NLA et NLC, NBA et NBC). Par contre, parmi les points-variables du neurocrâne, les moins éloignés correspondent à la largeur biovale (LOV) et à l'extension de l'écaille occipitale (OLB).

7. — *Daubentonia.*

Il peut paraître surprenant que ce genre, aberrant par de nom breux caractères au sein des LEMURIFORMES (dentition et massif facial, encéphale), se trouve englobé dans une analyse factorielle des correspondances basée sur 33 caractères craniométriques, parmi les Indridés actuels, entre *Propithecus* et *Lichanotus* : comme eux, il présente en effet un massif facial court, des orbites de grandes dimensions, une faible constriction post-orbitaire, un neurocrâne court et assez étroit. La répartition du nuage suivant l'axe III fait ressortir l'importance de la voûte frontale (NBC et NBA) et la grande hauteur relative du *foramen magnum* qui échancre largement l'écaille occipitale, éloignant ainsi le point OLB qui mesure l'écaille occipitale suivant la distance opisthion-lambda.

8. — *Conclusion.*

La répartition des genres et des principales variables peut être résumée par un schéma tel que la figure 53.

2. — *Classification automatique par la variance* (fig. 54).

Le dendrogramme obtenu traduit, d'une part la grande homogénéité des genres dont les représentants sont groupés à un niveau très bas, de l'ordre de 0,02, et d'autre part la grande hétérogénéité de l'échantillon dont les différents genres sont regroupés à des niveaux très élevés, le niveau d'agrégation du dernier nœud dépassant 0,4 (0,05 pour la classification du genre Lémur).

La coupure majeure se fait entre les formes actuelles (Indridés IN, PR, AV et *Daubentonia* DA) qui sont groupés dans le même quadrant du plan factoriel I et les formes subfossiles et fossiles. *Mesotropithecus* et *Neopropithecus* sont réunis à un niveau très bas, inférieur à celui où sont rattachés *Propithecus diadema* (1PR) et *Propithecus verreauxi* (2PR). Les Indridés subfossiles sont regroupés, non avec les formes actuelles, mais avec les *Archaeolemur*. Ces derniers apparaissent comme un genre moins homogène que les précédents et englobent *Hadropithecus*, cependant nettement distingué.

Adapis est rattaché, mais à un niveau déjà élevé qui traduit son originalité, aux *Palaeopropithecus*.

Les *Megaladapis* constituent un groupe à part qui n'est rattaché aux autres genres qu'à un niveau très élevé (0,3).

Source : MNHN, Paris

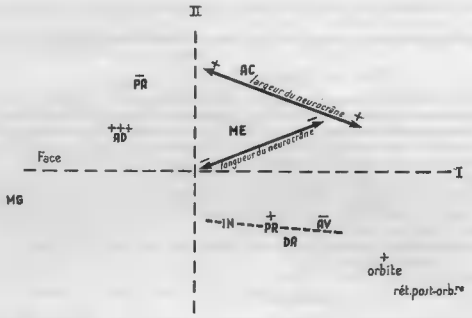


FIG. 53. — Indridés et Daubentoniidés actuels LÉMURIFORMES subfossiles et fossiles
IN : *Indri*, PR : *Propithecus*, AV : *Avahi* (*Lichanotus*)
ME : *Mesopropithecus et Neopropithecus*
PA : *Palæopropithecus* et *Archæoindris*
AC : *Archæolemur et Hadropithecus*
MG : *Megaladapis*
AD : *Adapis*
Les signes + et — indiquent l'altitude des points par rapport au plan factoriel I

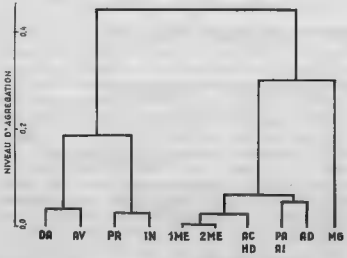


FIG. 54. — Indridés et Daubentoniidés actuels. LEMURIFORMES subfossiles et actuels
Classification automatique par la variance — Dendrogramme simplifié.
IN : *Indri*, PR : *Propithecus*, AV : *Lichanotus*
1 ME : *Neopropithecus*, 2 ME : *Mesopropithecus*
PA : *Palæopropithecus*, AI : *Archæoindris*
AR : *Archæolemur*, HD : *Hadropithecus*
MG : *Megaladapis*
AD : *Adapis*

Source : MNHN, Paris

b) — Analyse phylogénétique.

b.1 *Les Indridés actuels et leurs représentants subfossiles.*

Dans cet ensemble nous réunissons *Indri, Propithecus* et *Lichanotus* actuels et subfossiles. En effet, ces genres, à côté de caractères lémuriformes qui les font placer près des Lémuridés, présentent un ensemble de caractères distincts communs qui permet de les définir comme les représentants typiques de la famille des Indridés.

1. — *Caractères de lémurien lémuriforme typique.*

Malgré une allure générale qui pourrait les faire prendre pour des Singes, les Indridés possèdent tous les caractères des LEMURIFORMES et plus particulièrement des plus représentatifs d'entre eux, les Lémuridés. Les divers systèmes anatomiques (squelette, appareil digestif, circulatoire, respiratoire, génital...) sont construits sur le même plan et, plus particulièrement, certaines dispositions caractéristiques du sous-ordre sont typiquement représentées dans les genres précités :

1-1. *Structure de l'orbite.*

L'orbite, non séparée de la fosse temporale par une cloison osseuse, est limitée du côté externe par une barre post-orbitaire.

L'orifice lacrymal est situé en avant du rebord orbitaire.

1-2. *Structure du temporal.*

La bulle tympanique, extrêmement renflée, englobe largement le tympanal annulaire qui ne contribue aucunement à la constitution de la paroi de la bulle.

La circulation carotidienne est caractérisée par une carotide interne de faible diamètre qui pénètre dans le crâne par un tunnel osseux dont l'entrée, le trou carotidien, est percée dans l'angle postéro-externe de la bulle, non loin du méat auditif. Il n'y a pas de carotide antérieure et donc pas de trou déchiré antérieur. L'évacuation du sang cérébral se fait essentiellement par le sinus pétro-squameux qui sort du crâne par l'orifice post-glénoïdien, de fort diamètre, pour se jeter dans la jugulaire externe bien développée.

1-3. *Cavité nasale.*

Les cornets sont très étendus, en particulier le naso-turbinal et l'endoturbinal I qui ne recouvre généralement pas l'extrémité antérieure du maxillo-turbinal lui aussi très renflé. Les endoturbinaux II, III et IV sont réduits, le dernier s'insinuant comme chez les Lémurs dans le sinus présphénoïdal.

Le sinus maxillaire est bien individualisé et fermé du côté interne par la juxtaposition du naso-turbinal et de la lame basale du maxillo-turbinal. Il est d'autre part cloisonné par l'introduction d'une volute du naso-turbinal.

1-4. *Peigne dentaire.*

Les incisives inférieures sont fortement proclives et constituent un peigne dentaire qui s'encastre en arrière des incisives supérieures séparées par un large diasthème. La composition est cependant différente et sera ultérieurement discutée. La langue est doublée, sous sa face inférieure, par une *sublingua*, lame muqueuse denticulée à son extrémité et destinée à assurer le nettoyage du peigne.

1-5. *Appareil génital.*

Typiquement lémuriforme, l'appareil génital mâle montre en particulier, comme chez les Lémuridés, des vésicules séminales terminées en crosse, des glandes prostatiques fortement développées et

Source : MNHN, Paris

des canaux déférents se terminant au niveau d'un *veru montanum* peu saillant. Le pénis, cylindrique, est soutenu par un *baculum* bifide comme chez les Cheirogaléinés et *Lepilemur*.

1-6. *Biologie.*

Du point de vue de la biologie de la reproduction, le jeune, unique par portée, s'accroche, les premiers jours, transversalement sous le ventre de sa mère, puis grimpe sur son dos. Les mamelles sont pectorales et au nombre d'une paire.

2. — *Caractères typiques des Indridés.*

L'originalité des Indridés réside essentiellement dans le raccourcissement de la face associé à une réduction du nombre des dents et l'acquisition d'un régime strictement végétarien, la sphérisation du neurocrâne associé à l'accroissement du cerveau, et l'allongement des membres lié à un mode de locomotion grimpeur-sauteur.

2-1. *Le crâne.*

Sphérisation du neurocrâne.

Si le neurocrâne apparaît encore très aplati par rapport à celui des Simiens, il s'est par contre élargi au niveau du diamètre bi-pariétal. L'écaille temporale ne s'est guère élevée par rapport aux autres LEMURIFORMES, mais l'occipital s'est modifié : si la bascule de l'écaille n'a pas évolué (l'angle entre les deux parties bordant le trou occipital conserve une valeur légèrement inférieure à 90°), la région néooccipitale se développe en avant de l'inion. D'autre part, le plan du *foramen magnum* opère une rotation vers le bas par rapport au plancher du neurocrâne : le basi-occipital fait un angle de 125 à 130° avec le plan du *foramen magnum*. Ainsi l'axe du crâne fait un angle plus important avec la colonne cervicale que l'animal maintient très redressée par suite de sa stature souvent verticale.

Raccourcissement de la face.

Par rapport aux Lémuridés, la région préorbitaire de la face des Indridés apparaît plus haute et plus courte, le phénomène s'accentuant en passant d'*Indri* à *Propithecus* puis à *Lichanotus*. Le raccourcissement est particulièrement net au niveau des nasaux et du palais qui sont courts et larges.

La hauteur du massif facial paraît d'autant plus considérable que les sinus frontaux sont souvent considérablement renflés et soulèvent la région orbitaire en un volumineux renflement particulièrement développé chez certaines formes de *Propithecus* chez qui les sinus se prolongent jusque dans les racines des arcades post-orbitaires ; par contre, ces sinus sont peu développés chez la forme la plus petite, *Lichanotus*.

Les orbites.

Les orbites relativement grandes, surtout chez *Lichanotus*, sont très écartées et situées en position plus antéro-frontale que chez les autres groupes.

Le malaire constitue le rebord orbitaire inférieur et se prolonge jusqu'au niveau du lacrymal. Sur la face interne, les deux apophyses frontale et maxillaire se rejoignent en avant de l'apophyse orbitaire du palatin qui s'étend peu au-delà de l'orifice naso-palatin, disposition primitive qui est représentée chez les Mammifères inférieurs et *Hapalemur* et *Lepilemur* parmi les Lémuriens.

La partie faciale du lacrymal est peu réduite et s'étend presque jusqu'aux nasaux. Le trou lacrymal est en général plus rapproché du rebord orbitaire. La face orbitaire du lacrymal est par contre réduite.

Source : MNHN, Paris

La mandibule.

La mandibule présente une forme très caractéristique par sa robustesse : la branche horizontale, haute et courte, possède une symphyse oblique extrêmement allongée, subrectiligne du côté externe, et qui se prolonge jusqu'au niveau du bord postérieur de la première molaire. La fosse génio glosse, située dans la région postéro-interne de la symphyse, sous un plan alvéolaire très étendu, est très profonde. En arrière, si la branche montante présente au niveau de ses bords antérieur et supérieur un profil qui rappelle beaucoup celui des Lémurs, en particulier pour le contour de l'apophyse coronoïde, mince lame recourbée postérieurement au niveau de son extrémité pointue, la région angulaire et le condyle sont très différents.

En effet, alors que la région angulaire constitue généralement chez les Lémuridés une pointe dirigée vers l'arrière, avec un bord postérieur concave, cette région s'étale largement chez les Indridés où le bord postéro-inférieur de la mâchoire décrit presque les trois-quarts d'une circonférence. Cette aire très élargie sert à l'insertion de deux puissants muscles releveurs de la mâchoire, le masseter sur la face externe et le ptérygoïdien interne sur la face interne, concave et munie de crêtes.

L'articulation entre le condyle mandibulaire et la fosse glénoïde est extrêmement particulière (fig. 55). Cette dernière se présente comme une profonde et courte gouttière hémicylindrique parasagittale, brusquement limitée en arrière par une large surface plate, face antérieure de l'apophyse post-glénoïdienne. Celle-ci prend ici la forme d'une mince lame perpendiculaire à l'axe du crâne, s'étend très loin vers le bas, et se soude à la face externe de la bulle tympanique jusqu'au niveau du bord inférieur du méat auditif. Cette lame se recourbe légèrement vers l'avant, limitant ainsi les mouvements latéraux du condyle d'autre part bien maintenu par suite de la forme de la fosse glénoïde. Le cartilage qui tapisse la fosse se prolonge sur la face antérieure de l'apophyse.

Le condyle articulaire, qui n'est pas séparé de la branche montante de la mandibule par un rétrécissement, présente un relief correspondant, en bosse, à la cavité glénoïde : la région articulaire se compose d'une courte surface hémicylindrique antéro-postérieure, tronquée perpendiculairement en arrière par une surface plane triangulaire. Ce type d'articulation s'observe également chez *Lepilemur*.

La disposition ainsi réalisée limite considérablement les mouvements latéraux et n'autorise que des mouvements d'avant en arrière, qui rappellent ceux des Rongeurs. Mais ici, les mouvements sont arrêtés vers l'arrière par l'apophyse post-glénoïdienne et la musculature du masseter ne présente pas le faisceau antérieur et oblique qui assure la protraction de la mandibule. Par contre, le ptérygoïdien externe est un muscle court, épais, qui s'insère d'une part sur l'apophyse ptérygoïdienne externe très haute et s'appuie largement en arrière sur la bulle, et d'autre part sur la base du condyle maxillaire, du côté interne. Cette combinaison articulo-musculaire favorise des mouvements antéro-postérieurs de la mâchoire, puissants mais de faible amplitude.

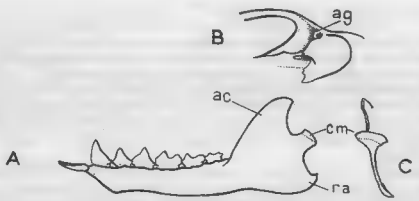
Les incisives supérieures ne sont généralement pas aussi réduites que chez les Lémuridés et affrontent le peigne dentaire porté par la mandibule. Par suite des mouvements longitudinaux de la mâchoire, l'abrasion des incisives supérieures confère à ces dents une forme particulière qui n'est pas sans évoquer le profil des dents antérieures des Rongeurs : convexes vers l'avant, elles présentent une surface d'usure concave et oblique, le bord externe étant le plus allongé.

Autres caractères crâniens.

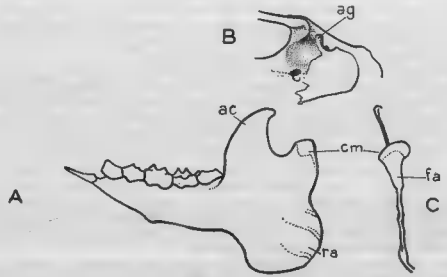
Il existe de nombreux détails d'architecture crânienne qui permettent de reconnaître un crâne d'Indridé :

— la robustesse de sa construction : l'arcade post-orbitaire très large, surtout au niveau de la racine frontale, et l'arcade zygomatique, sont peu épaisses mais hautes. Très écartées du crâne, elles limitent ainsi une vaste fosse temporale. La suture temporo-malaire, très longue, en biseau très oblique en arrière, présente, dans sa portion antéro-supérieure, une angulation caractéristique qui la fait remonter brusquement à angle droit non loin de la jonction entre les arcades post-orbitaire et zygomatique. D'autre part, avant d'atteindre l'apophyse post-glénoïdienne, le *zygoma* présente ventralement une profonde échancrure à bords sub-parallèles qui entaille l'arcade jusqu'en son milieu.

Source : MNHN, Paris



Varecia variegata



Indri indri

FIG. 55. — INDRIDÉS — Articulation temporo-mandibulaire — comparaison entre *Indri* et *Varecia*.

A : mandibule, vue externe
B : fosse glénoïde, vue inférieure
C : condyle maxillaire, vue postérieure
ac : apophyse coronoïde — ag : apophyse post-glénoïde cm : condyle mandibulaire — fa : facette s'articulant avec l'apophyse post-glénoïde — ra : région angulaire

— En complément des fortes arcades caractéristiques du groupe, les Indridés possèdent des crêtes souvent plus saillantes que celles des Lémuridés.

Les crêtes temporales, issues du rebord postérieur des arcades post-orbitaires, se rapprochent du plan médian qu'elles n'atteignent jamais chez les formes actuelles même âgées, et s'estompent plus ou moins en arrière où il est souvent difficile de les raccorder aux crêtes occipitales.

Celles-ci sont très saillantes chez les individus âgés. Elles encadrent la forte éminence qui moule le vermis médian du cervelet et se dirigent obliquement jusqu'au trou stylo-mastoïdien qu'elles englobent.

Source : MNHN, Paris

Les processus paraoccipitaux constituent deux apophyses aiguës encadrant les condyles occipitaux.

— La fosse méso-ptérygoïdienne est extrêmement profonde par suite de la très grande hauteur des apophyses ptérygoïdes qui l'encadrent. Ces deux lames sont parasagittales et légèrement divergentes ventralement. Nous avons déjà signalé que la lame externe s'étend en arrière jusqu'à la bulle tympanique à laquelle elle s'unit ; elle est percée, en face du trou ovale, par un très gros orifice ptérygo-spineux.

— la tente du cervelet s'ossifie en une « crête de coq » très développée tandis que chez les Lémuridés, on ne les trouve que chez *Lemur* où elle est inconstante.

— le canal post-glénoïdien émet diverses ramifications, en nombre et dimensions variables, qui débouchent dans la fosse glénoïde.

— Les orifices percés dans le massif facial sont pour la plupart différents chez les Indridés et les Lémuridés par le nombre ou le diamètre : les *foramina* incisifs sont larges, les palatins postérieurs très petits, le *foramen* malaire, très large chez les *Lemur* et les *Hapalemur* est ici minuscule ou inexistant, les trous infraorbitaires sont multiples, au nombre de 2 à 4.

2-2. *La dentition.*

La dentition des Indridés est remarquable parmi les Lémuriens tant par le nombre des dents que par leur forme.

Réduction du nombre de dents.

Les Indridés sont caractérisés par la réduction du nombre des dents dont le total est égal à 30 chez l'adulte, au lieu de 36 chez toutes les formes précédemment étudiées (LORISIFORMES et Lémuridés).

L'interprétation des dents persistantes a fait l'objet d'une longue controverse que seules des études de dentitions lactéales ont permis de clore. La distribution des dents du maxillaire n'a jamais soulevé de difficultés : 2 I, 1 C, 2 P, 3 M. Par contre, la valeur des trois dents antérieures de la mandibule a soulevé plusieurs problèmes.

Comme l'avait fait remarquer G. Saint-Hilaire, la troisième dent, caniniforme, ne peut être interprétée comme une canine : en effet, chez tous les Mammifères, en position d'occlusion, la canine inférieure précède la supérieure. La dent caniniforme est donc la première des prémolaires existantes.

Quant aux deux dents incisiformes qui forment la moitié du peigne dentaire de la mandibule, réduit chez les Indridés à 4 dents, elles sont interprétées soit comme deux incisives I_1 et I_2, soit comme une incisive I et une canine C (Gregory, 1915). Or, la dentition de lait comporte pour la mandibule 2 I, 1 C, 3 M (Grandidier, 1875) et il est aisé de constater que, parmi les dents préjugales, c'est la canine qui n'est pas remplacée. Les formules dentaires lactéales et définitives peuvent par conséquent se résumer respectivement par les formules :

$$\text{dentition lactéale} \quad I_1\,\frac{2}{2},\ C_1\,\frac{1}{1},\ M_1\,\frac{2}{2}$$

$$\text{dentition définitive} \quad I\,\frac{2}{2},\ C\,\frac{1}{0},\ P\,\frac{2}{2},\ M\,\frac{3}{3}$$

Parmi les prémolaires, il reste encore à définir laquelle a disparu à chaque mâchoire. Les Lémuriens du Tertiaire, en particulier les Adapidés, possèdent presque tous une formule du type :

$$I\,\frac{2}{2},\ C\,\frac{1}{1},\ P\,\frac{4}{4},\ M\,\frac{3}{3}$$

On admet généralement que chez les Tarsiidés, LORISIFORMES, Lémuridés et Singes Platyrhiniens où ne subsistent que 3 prémolaires par demi-mâchoire, ce sont P^1 et P_1 qui disparaissent. Chez les Indridés, l'observation de la mandibule montre que des trois molaires lactéales, c'est la deuxième Mi_2 qui n'est pas remplacée (Friant, 1935). Au maxillaire, il existerait parfois une minuscule molaire temporaire Mi_2 très rapidement caduque et c'est elle qui ne serait pas remplacée. La répartition des dents serait donc respectivement pour les dentitions lactéale et définitive :

Source : MNHN, Paris

dentition lactéale	$\frac{I_1^1, I_1^2}{I_{1_1}, I_{1_2}'}$		$\frac{C_l}{C_l'}$	$\frac{O, (M_1^3),}{O, M_{1_3},}$		$\frac{M_1^3, M_1^4}{M_{1_3}, M_{1_4}}$			
dentition définitive	$\frac{I^1, I^2}{I_1, I_2'}$		$\frac{C}{C'}$	$\frac{O, O,}{O, P_2,}$		$\frac{P^3, P^4,}{O, P_4}$	$\frac{M^1,}{M_1,}$	$\frac{M^2,}{M_2,}$	$\frac{M^3}{M_3}$

Morphologie dentaire.

Nous avons déjà signalé que les deux incisives I^1 et I^2 sont de taille moins réduite que chez les Lémuridés, avec une surface d'abrasion liée aux mouvements antéro-postérieurs de la mandibule. Ajoutons que les incisives médianes sont très écartées au niveau de leur collet. Cet intervalle correspond à une profonde incisure qui sépare les prémaxillaires jusqu'au rebord antérieur des trous incisifs. L'intervalle entre les deux incisives centrales se réduit au niveau de leur extrémité par élargissement progressif de la couronne vers le plan sagittal et par suite de l'implantation oblique et divergente des racines. I^2 est séparée de la canine par un important diasthème.

A la canine longue et aiguë, aplatie transversalement, font suite deux prémolaires qui n'occupent qu'une portion très courte du maxillaire, malgré une extension mésiale relativement importante qui résulte du chevauchement antéro-externe des dents M^1 sur P^4, P^4 sur P^3 et P^3 sur C. La première prémolaire P^3 est aplatie transversalement et porte une haute crête longitudinale tranchante qui rejoint un style antérieur peu distinct et un style postérieur mieux différencié.

La deuxième prémolaire P^4, légèrement moins étendue mésialement, porte une crête semblable située dans le prolongement de la précédente mais s'étend davantage du côté lingual où elle est bordée par un *cingulum*. Signalons que sur les exemplaires d'Indridés actuels que nous avons observés, cette dent porte, y compris chez *Indri*, trois racines, contrairement à l'indication fournie par A. Grandidier. Les prémolaires ne montrent pratiquement aucune tendance à la molarisation.

Les molaires ont une couronne extrêmement différente de celle des Lémuridés et des Cheirogaléidés. M^1 et M^2 subégales, réalisent une disposition quadricuspide : quadrangulaire, elles sont typiquement sélénodontes avec 4 cuspides disposées en deux séries parallèles séparées par une dépression longitudinale traversée par trois crêtes. Du côté buccal, aux deux cuspides principales qui dominent les deux cuspides linguales s'adjoignent, d'avant en arrière, un parastyle, un mésostyle et un métastyle tous trois très aigus. De plus, on trouve en avant un protoconule. Transversalement les deux cuspides antérieures montrent une tendance à se décaler, le paracone buccal occupant une position plus antérieure que le protocone lingual.

La dernière molaire M^3 est beaucoup plus petite, tricuspide, avec un métacone peu saillant.

A la mandibule, les deux incisives sont pectiniformes, I_1 très aplatie transversalement, I_2 plus élargie du côté externe.

La première prémolaire P_2 est séparée de I_2 par un important diasthème et possède une couronne caniniforme allongée mésialement mais basse.

La deuxième prémolaire P_4 est disposée obliquement par rapport à la série dentaire, chevauchant P_2 par l'extérieur mais étant elle-même chevauchée de ce même côté par M_1. L'unique cuspide, basse, est prolongée en arrière par un talon mal différencié.

Les molaires, quadricuspides, ont leurs cuspides alternant de la rangée linguale, la plus élevée, à la rangée buccale.

Sur la première molaire M_1, le métaconide donne l'impression d'être atrophié mais se trouve réuni à un paraconide vestigial qu'on ne retrouve ni sur M_2 ni sur M_3. Cette dernière porte distalement un petit hypoconulide.

Sur le maxillaire comme sur la mandibule, aux prémolaires sectoriales font suite des molaires broyeuses sélénodontes.

2-3. *Le système digestif et le régime alimentaire.*

L'étude de l'articulation mandibulaire et des dents a mis en évidence chez les Indridés des adap-

Source : MNHN, Paris

tations qui permettent de découper et de broyer des organes végétaux, feuilles, bourgeons et accessoirement fruits qui constituent le régime exclusif des *Indri*, *Propithecus* et *Lichanotus*.

A ce régime alimentaire strictement végétarien se trouvent associées diverses adaptations classiques. Les glandes salivaires sont hypertrophiées, en particulier les parotides qui s'étendent sur le cou.

L'estomac est très volumineux mais ne présente pas de lobation ni de différenciation.

L'intestin est remarquable par sa très grande longueur qui peut dépasser dix fois la longueur du corps et qui est augmentée par la présence d'un *coecum* lui-même souvent plus long que le corps. Mais c'est surtout au niveau du colon que se trouve réalisé cet allongement : l'*ansa coli* constitue une sorte de « tortillon » où se superposent généralement trois boucles plus ou moins spiralées : chez *Propithecus*, la boucle externe constitue une double spirale de deux tours, la seconde est simple et la boucle interne constitue à nouveau une double spirale de deux tours. Chez le fœtus, l'*ansa coli* est simple.

2-4. *Les membres, la posture et la locomotion.*

La posture et la locomotion.

Les Indridés actuels, à l'arrêt ou au repos, maintiennent presque constamment leur corps vertical. Le cou, très allongé, supporte la tête très mobile qui leur permet de regarder derrière eux. Au repos, ils adoptent une position assise, calés à la fourche d'un arbre, la tête sur les genoux.

La progression, qui évoque celle du Gibbon, se fait presque uniquement par sauts de tronc en tronc. Lors des grands sauts, qui peuvent dépasser 10 mètres, le corps est horizontal mais la réception se fait sur les pattes postérieures. La queue est passive, contrairement aux Lémurs, mais comme chez les *Lepilemur* qui présentent un type de locomotion très comparable. Les Indridés descendent rarement à terre où ils se déplacent par sauts bipèdes, les mains élevées au niveau de la tête.

La colonne vertébrale.

C'est surtout par leur colonne cervicale que se distinguent les Indridés. La mobilité du cou provient de l'allongement des 7 vertèbres de cette région, les mouvements de la base du crâne par rapport à l'axis n'étant pas particulièrement favorisés par rapport à ceux des autres Lémuriens : en effet, les facettes articulaires sont creuses et orientées obliquement par rapport à l'axe du crâne.

L'apophyse odontoïde de l'axis est courbée vers l'avant, ce qui a pour effet, associé à l'orientation de la surface articulaire avec l'atlas incliné vers l'avant, d'accentuer le basculement de la tête vers le bas. L'acquisition de la stature verticale a entraîné la rotation du trou occipital et des condyles vers l'arrière et le bas, tandis que les facettes articulaires de l'atlas et de l'axis pivotent vers l'avant. Ces modifications ont pour effet d'accentuer l'angle que fait l'axe du crâne avec la colonne vertébrale, par basculement du premier vers le bas.

L'axis présente comme chez tous les Lémuriens une forte apophyse épineuse en lame qui émet un court prolongement antérieur au dessus de l'axis comme chez les Lémuridés, mais qui ne se prolonge pas en arrière au-delà de la racine, particularité déjà signalée chez *Lepilemur*.

Les apophyses épineuses des cinq vertèbres cervicales suivantes qui, chez les Lémuridés sont pointues et toutes semblables, sont diversifiées chez les Indridés : la troisième est grêle, dirigée en avant, fixée sur la moitié antérieure de la lame neurale profondément échancrée en arrière ; la quatrième, également grêle, est tournée en direction opposée ; la cinquième est légèrement inclinée vers l'avant les dernières constituent une forte lame sagittale.

Le squelette zonal.

Les membres antérieurs sont plus courts que les membres postérieurs, l'indice intermembral II variant entre 56 et 64. C'est la plus forte disproportion qu'on puisse rencontrer chez les Lémuriens actuels, seuls les Galagidés offrant un indice comparable (tab. 27).

Les bras sont réunis au corps par une ébauche de membrane patagiale qui rappelle le repli cutané de *Microcebus*.

Source : MNHN, Paris

La ceinture scapulaire comprend une clavicule très large dont la forme générale, très différente des autres Lémuriens, évoque la clavicule humaine.

Le rapport entre le bras et l'avant-bras (indice brachial IB) est parmi les plus grands de tous les Primates, *Tarsius* excepté.

TABLEAU 27. — INDRIDÉS : Index des membres et de la main. Comparaison avec les Lémuridés, Galagidés et Tarsiidés.

IN : *Indri* — PR : *Propithecus* — AV : *Lichanotus* — LP : *Lepilemur* — LE : *Lemur* — GO : *Galago* — TA : *Tarsius*. (d'après NAPIER et NAPIER, 1967).

	IN	PR	AV	LP	LE	GO	TA
indice brachial $IB = 100 \frac{\text{radius}}{\text{humérus}}$	121	109	117	114	106	109	128
indice crural $IC = 100 \frac{\text{tibia}}{\text{fémur}}$	84	89	86	89	93	94	100
indice intermembral $II = 100 \frac{\text{cubitus} + \text{radius}}{\text{fémur} + \text{tibia}}$	64	64	56	64	70	62	55
indice de la main $IM = 100 \frac{\text{main}}{\text{cubitus} + \text{radius} + \text{main}}$	33	33	34	32	29	30	40
indice phalangien $IP = 100 \frac{\text{phalange max}}{\text{main}}$	55	56	58	56	55	63	64

La main est très allongée, surtout par extension du métatarse et des phalanges proximales. L'os central est soudé au scaphoïde chez *Indri* et *Lichanotus* (fig. 56) comme chez *Lepilemur*, tandis que les deux os sont distincts chez *Propithecus*. Cependant, dans tout les cas, le scaphoïde et l'unciforme se développent beaucoup, au détriment du semi-lunaire et du grand os qui ne possèdent plus d'articulation commune. Celle-ci, typique de la disposition mammalienne primitive, se rencontre chez la plupart des Lémurs mais chez *Hapalemur simus*, les deux os sont séparés par le central.

Les doigts ne sont pas très allongés (tab. 27). Le pouce est peu opposable, et généralement la préhension se fait en refermant les cinq doigts subparallèles.

La ceinture pelvienne, très solide, fixée sur les deux premières vertèbres sacrées (chez les Lémuridés, seule la première vertèbre participe à la surface auriculaire) ne présente pas d'allongement particulier. Les apophyses iliaques, en particulier les antéro-inférieures, sont extrêmement saillantes et servent à l'insertion des muscles très puissants de la cuisse, surtout des extenseurs comme le droit antérieur. Notons que certains muscles jouant habituellement un rôle adducteur sont ici transformés en extenseurs : c'est le cas du grand adducteur, puissant auxilliaire du fessier externe (MILNE EDWARDS, 1875).

Le pied est très grand, mais on ne trouve pas comme chez les *Galago* et *Tarsius* l'extrême allongement de l'astragale et du naviculaire. De même pour la main, c'est surtout au niveau des métatarsiens et des phalanges proximales que se situe l'allongement.

Source : MNHN, Paris

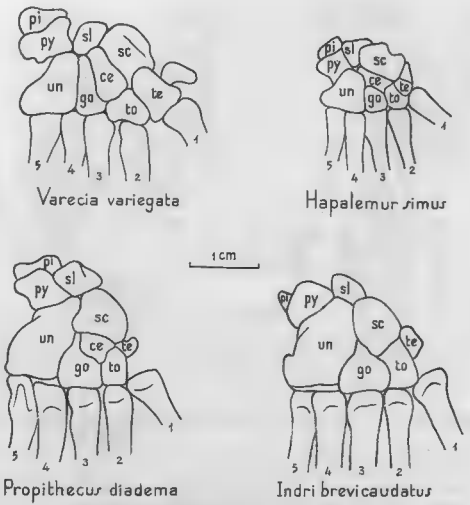


FIG. 56. — LÉMURIFORMES — Os du carpe — vue dorsale.

ce : *os central*, go : *grand os*, pi : *pisiforme*
py : *pyramidal*, te : *trapèze*, to : *trapézoïde*
sc : *scaphoïde*, sl : *semi-lunaire*, un : *unciforme*
1-5 : *métacarpiens*

(d'après A. GRANDIDIER, 1875)

Comme chez tous les Lémuriens, la rangée distale des os du tarse est modifiée au profit de l'entocunéiforme sur lequel s'articule le métacarpien de l'*hallux*. Mais chez les Indridés, l'adaptation est particulièrement poussée par suite du rôle préhenseur du pouce du pied : au niveau de l'articulation tarso-métatarsienne, l'entocunéiforme s'élargit considérablement en comprimant latéralement le mésocunéiforme voisin, ce qui permet de renforcer l'articulation du doigt I. Cette compression entraîne une rotation de 90° de l'ectocunéiforme (fig. 57). La facette articulaire de cet os suit le même mouvement et ainsi le pouce présente, au niveau de l'articulation tarso-métatarsienne, une direction de rotation perpendiculaire à celle des autres doigts auxquels il s'oppose, formant ainsi une pince à deux mors très bien adaptée à la préhension. En effet, le pouce, bien qu'étant le doigt le plus court, possède un métatarse et deux phalanges qui sont presqu'aussi longues que les os homologues des autres doigts, tout en étant beaucoup plus robustes. Rappelons que chez le Potto, la rotation de l'entocunéiforme atteint 180° et entraîne l'opposition parfaite entre l'*hallux* et le doigt IV, d'autant plus que le doigt II est atrophié.

Source : MNHN, Paris

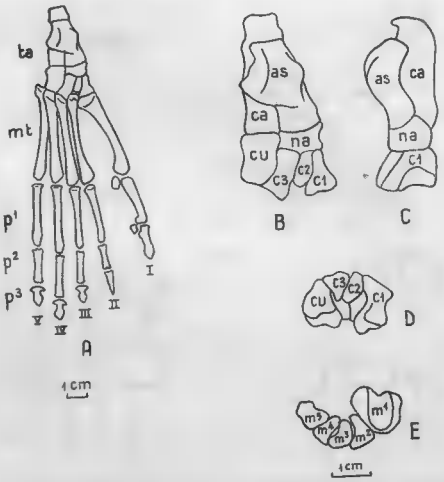


FIG. 57. — *PROPITHECUS DIADEMA* — Os du pied.

A : *face dorsale du pied*
B : *face dorsale du tarse*
C : *face interne du tarse*
D : *surface articulaire distale du tarse*
E : *surface articulaire proximale du métatarse*

as : *astragale*, C1 : *entocunéiforme*, C 2 : *mésocunéiforme*, C3 : *ectocunéiforme*, CU : *cuboïde*, m^{1-5} : *métacarpiens*, mt : *métacarpe*, na : *naviculaire*, p^{1-3} : *phalanges*, ta: *tarse*.

(d'après MILNE-EDWARDS, 1875)

Coussinets palmaires et plantaires (RAKOTOSAMIMANANA et RUMPLER, 1970).

Les coussinets portés par les mains et les pieds des Indridés représentent une remarquable adaptation au saut d'un support vertical à l'autre, et on n'en retrouve l'équivalent, parmi les LEMURIFORMES, que chez les *Lepilemur*.

Chez *Propithecus verreauxi*, cette adaptation consiste essentiellement en :

— une solidarisation des doigts II à IV, réunis sur toute la longueur de la première phalange par une membrane interdigitale, ce qui en fait une unité fonctionnelle indépendante du pouce ;

— l'acquisition de coussinets plats et très allongés dans le sens de la main, y compris sur les phalanges 1 et 2 des doigts II à V, disposition qui facilite la préhension d'objet verticaux en s'opposant au glissement vers le bas (fig. 58).

Source : MNHN, Paris

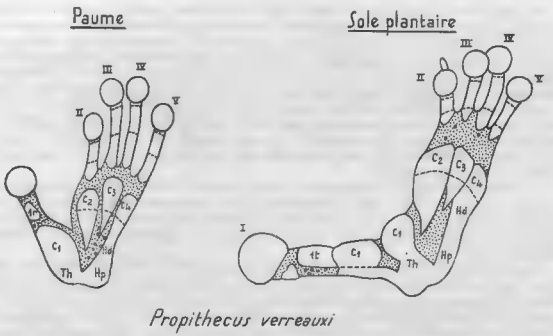


FIG. 58. — INDRINÉS : Soles palmaires et plantaires.
I-V : *doigts*, Ir : *c. radial*, It : *c. tibial*, c_{1-4} : *coussinets interdigitaux*, Hd : *coussinet hypothénarien distal*, Hp : *c. h. proximal*, Th : *coussinet thénarien.*

(d'après RAKOTOSAMIMANANA et RUMPLER, 1970)

Sur la paume, on trouve deux lignes de coussinets externes en V encadrant deux bourrelets internes :

— du côté radial, un coussinet Ir isolé porté par la première phalange du pouce, prolongé par le très gros coussinet correspondant à l'interdigital C1 et au thénar Th réunis.

— du côté cubital, l'interdigital CIV, les hypothénars distal et proximal forment une longue bande qui se soude dans la partie proximale de la paume au thénar. Il n'existe donc plus de verrues ou d'îlots non fusionnés dans cette région, comme cela existe chez les Lémuridés.

— dans le V ainsi constitué, s'insinuent les deux coussinets interdigitaux CII et CIII très allongés et fusiformes.

Au niveau de la sole, on retrouve une disposition semblable, perturbée par la très forte divergence de l'*hallux* très allongé : les deux côtés du V (C1, Thd, Thp et CIV, Hd, Hp, réunis proximalement) enserrent CII et CIII effilés du côté proximal. En fait, le premier coussinet interdigital C1 est subdivisé en deux bourrelets séparés par une plage de petites verrues. L'un de ces bourrelets est situé à la base du pouce qui porte un gros coussinet tibial It, et se trouve réuni à une longue apophyse du thénar proximal qui longe le bord externe de la région métacarpienne I. L'évolution des coussinets plantaires est ici presqu'aussi avancée que sur la paume, ce qui est rarement le cas chez les Lémuridés où les coussinets proximaux sont généralement mal différenciés.

Les dessins portés par les coussinets montrent la présence de champs ouverts beaucoup plus nombreux que les tourbillons, ce qui est également considéré comme un signe d'évolution avancée (COMMINS et MIDLO, 1961).

2-5. *L'encéphale.*

L'encéphale est bien développé et large mais relativement aplati. Ce qui frappe au premier abord, c'est la présence de nombreux sillons corticaux dont la plupart ne se retrouvent pas chez les autres Lémuriens.

Source : MNHN, Paris

Ce phénomène est partiellement lié à la taille des cerveaux étudiés : en effet, classiquement, dans un groupe donné, les formes les plus petites sont davantage lissencéphales. Nous avons vu que *Microcebus murinus*, dont le poids encéphalique n'atteint pas 2 grammes, possède des hémisphères qui ne sont plissés qu'au niveau du complexe sylvien. Or un autre phénomène intervient car le cerveau de *Hapalemur simus* (poids encéphalique = 9,5 g) de volume comparable à celui de *Lichanotus* (poids encéphalique de 9,7 à 11,4 g), comporte beaucoup moins de scissures. C'est pourquoi les plis du *neopallium* des *Propithecus* et *Indri* ne sont pas seulement liés à des phénomènes mécaniques comme ils ont parfois été interprétés, et l'étude historique a par ailleurs confirmé leur individualité architectonique : ils sont bien homologues de certains des sillons qui plissent le *neopallium* des Primates supérieurs (Friant, 1970). De plus, la fissuration longitudinale habituelle chez les Lémuriens est remplacée par une fissuration radiaire typique des Simiens.

Le rhinencéphale, séparé du *neopallium* par les scissures rhinales antérieure et postérieure, est relativement réduit : les bulbes olfactifs dépassent peu les hémisphères cérébraux vers l'avant, mais les lobes olfactifs, situés en avant du chiasma, sont très étendus. Par contre, sur la face latérale du lobe temporal, le lobe piriforme n'occupe plus qu'une très faible surface limitée par une très courte scissure rhinale postérieure.

Chez les Mammifères inférieurs, comme les Canidés (Anthony, 1928) (fig. 59), le lobe temporal est séparé du lobe frontal par une courte scissure, la *pseudosylvia*, autour de laquelle deux arcs concentriques, l'*ectosylvia* et la *suprasylvia* délimitent deux circonvolutions arquées, les *gyri arcuata*, réunis, en arrière de la *praesylvia*, par le *gyrus reuniens*. Ces éléments constituent le territoire central par opposition au territoire périphérique qui représente le reste du *neopallium*, à l'extérieur de la *suprasylvia*. Chez les Primates, il n'y a ni *pseudosylvia*, ni *praesylvia* par suite de l'hypertrophie du *neopallium* qui entraîne l'invagination du territoire central : c'est « l'operculisation du territoire central » et les deux lèvres s'affrontent suivant une nouvelle scissure, le complexe sylvien.

Sur l'encéphale des Indridés, l'operculisation est très profonde et s'effectue sur une grande longueur comme le montre l'extension considérable du complexe sylvien qui atteint presque le plan sagittal.

La région operculisée est comparable à celle des Singes et de l'Homme. On y distingue :

— l'*insula*, limitée par la *praesylvia* (circulaire antérieur de Reil) et la *pseudosylvia* (circulaire postérieur de Reil), qui correspond à la région antérieure du territoire central ;

— les *gyri* de Heschl, limités en haut et postérieurement par la *suprasylvia* (prolongement du circulaire supérieur de Reil et du sillon temporo-pariétal) qui correspond à la région dorso-postérieure du territoire central ;

— le territoire temporo-pariétal, qui appartient au territoire périphérique, extrêmement étendu chez les grands Indridés actuels par suite du très grand développement du complexe sylvien.

La présence d'une *praesylvia* antérieure (fronto-orbitaire) sur le lobe frontal, et d'une *postsylvia* (parallèle) sur le lobe temporal, homologue de la portion postérieure de la *suprasylvia*, indique que les régions antérieures et postérieures du territoire central ne sont pas operculisées. Rappelons que chez les Singes on assiste à une operculisation progressive du *girus reuniens* qui est complètement invaginé chez l'Homme. Par contre, la portion postérieure du territoire central persiste à l'extérieur, limitée en arrière par le sillon parallèle, comme chez *Indri* et *Propithecus*.

L'extension du *neopallium* s'est accompagnée de plis moins importants

— l'orbitaire, sur le lobe frontal, en avant de la *praesylvia*, est caractéristique des Primates.

— le coronal (*sulcus rectus*), situé au-dessus du complexe sylvien, est quelquefois déjà représenté chez les non-Primates.

— le central (*sulcus centralis*), correspondant au sillon de Rolando chez l'Homme, situé au dessus du coronal, n'existe guère chez les non-Primates et se prolonge en arrière par le latéral (intrapariétal).

— le *sulcus lunatus*, situé en arrière et perpendiculairement au complexe sylvien, limite vers l'avant l'aire corticale visuelle du lobe occipital. C'est un sillon qu'on ne retrouve habituellement que chez les Simiens.

Sur la surface interne, les hémisphères cérébraux, par suite de l'augmentation du lobe occipital, voient la calcarine (*praestriatus*) qui limite l'aire visuelle sur la face sagittale, se compliquer vers l'arrière

Source : MNHN, Paris

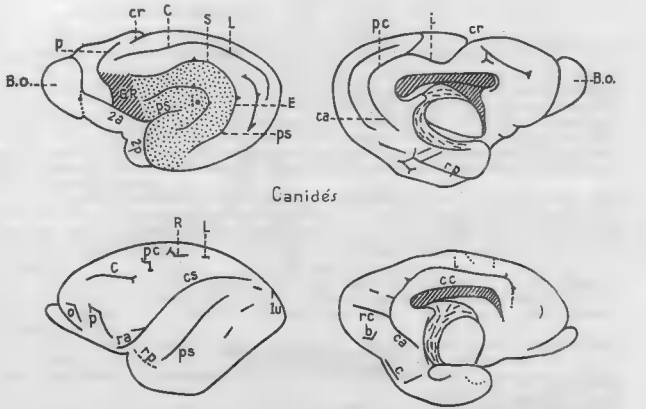


Fig. 59. — INDRIDÉS — Hémisphère cérébral gauche — faces externe et interne (in Frianr, 1970)
b : *sillon* ĉ, Bo : *bulbe olfactif*, c : *sillon* c, C : *coronal (sulcus rectus)*, ca : *calcarine*, cc : *corps calleux*, cs : *complexe sylvien*, cr : *crucial*, E : *ectosylvia*, GR : *gyrus reuniens*, i : *intercalaire (calloso-marginal)*, L : *latéral (intrapariétal)*, lu : *sulcus lunatus*, o : *orbitaire*, P : *praesylvia (fronto-orbitaire)*, pc : *paracalcarine (sillon pariéto-occipital)*, ps : *post-sylvia (parallèle)*, PS : *pseudosylvia*, ra-rp : *scissures rhinales antérieure et postérieure*, rc : *rétrocalcarine*, S : *suprasylvia*, 1-2-3 : *gyri arcuati* 1-2-3.

d'un sillon perpendiculaire, la rétrocalcarine caractéristique des Primates. Enfin vers le haut, se développe la paracalcarine (sillon pariéto-occipital) qui constitue avec les deux précédentes le complexe calcarin dont la forme rappelle un lambda couché.

L'intercalaire prolonge longuement la paracalcarine vers l'avant, au dessus du corps calleux. Enfin, sous le complexe calcarin, on trouve deux petits sillons, b et c (Elliot Smith, 1903-1906 et 1908).

Vers l'arrière, le télencéphale recouvre en partie le cervelet bien développé.

Les indices d'encéphalisation calculés en fonction des paramètres allométriques (Bauchot et Stephan, 1966) ne fournissent, contrairement aux prévisions, que des valeurs relativement faibles, comprises entre 294 et 364, qui placent les Indridés actuels à un niveau inférieur à celui des LORISIFORMES et des Lémuridés (fig. 60).

2-6. *Autres particularités des Indridés.*

Outre les différences souvent importantes signalées ci-dessus entre les Indridés et les autres Lémuriens, citons d'autres particularités mineures ou qui n'ont pas encore fait l'objet d'études approfondies.

Source : MNHN, Paris

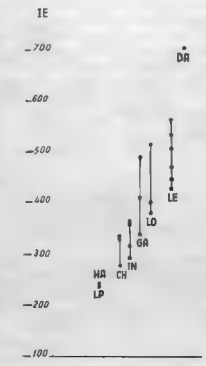


FIG. 60. — LÉMURIENS — Indices d'encéphalisation.
LP : *Lepilemur*, HA : *Hapalemur*
CH : Cheirogaléinés, IN : Indridés
GA : Galagidés, LO : Lorisidés
LE : *Lemur*, DA : *Daubentonia*

d'après BAUCHOT et STEPHAN, 1966.

— Les vibrisses, réparties suivant le plan habituel aux Lémuriens, sont plus rares, en particulier les géniennes. Les sous-mandibulaires et les carpiennes sont absentes. Du point de vue taxidermique, on retrouve les deux tourbillons sur les épaules des Lémuridés, l'inversion de l'implantation des poils au niveau de la colonne vertébrale, mais la zone d'inversion est située beaucoup plus près de la racine de la queue. Par contre, les tourbillons sur les flancs n'existent pas.

— L'appareil génital femelle est caractérisé par des cornes utérines très courtes. Parmi les Lémuriens, les Indridés sont situés à l'extrémité d'une lignée où, à partir des Cheirogaléinés aux cornes très allongées, *Lemur* puis *Lepilemur* marquent des stades successifs de réduction. D'autre part, le clitoris montre une tendance à l'étalement et présente à son extrémité une cavité glandulaire.

— Le larynx des Indridés, qui se rattache de très près à celui des Lémuridés, réalise un type plus évolué par la réduction de la base de l'épiglotte, ce qui entraîne une augmentation sensible du volume du vestibule.

L'étude en cours des caryotypes, permet d'ores et déjà d'affirmer l'originalité des Indridés (RUMPLER, com. pers.). Le nombre fondamental N. F. dépasse 70 et parmi les médiocentriques, on retrouve le grand chromosome marqueur des Lémurs. Les fusions centriques sont très nombreuses tout au moins chez les grandes formes ($42 < 2\,N < 48$).

3. — *Caractères génériques et spécifiques.*

A côté de tendances évolutives plus ou moins marquées sur le crâne et mises en évidence par les analyses typologiques (raccourcissement du museau, dimensions des orbites...), les trois genres actuellement vivants présentent diverses particularités anatomiques.

Source : MNHN, Paris

3-1. *Lichanotus* Illiger, 1811.

Le plus petit des Indridés possède un mode de vie nocturne, ce qui, chez les Lémuriens, peut être considéré comme un caractère plésiomorphe, comme le confirme l'étude du fond de l'œil.

Au niveau du crâne, c'est chez *Lichanotus* que la face est relativement la plus courte. Cette apparence est encore accentuée par la présence d'orbites considérables, de diamètre supérieur à la partie préorbitaire du museau. Les sinus frontaux sont très peu développés et le profil sagittal est concave dans la région interorbitaire. Au niveau des fosses nasales, le premier ethmoïdal est beaucoup plus développé en hauteur que chez les deux autres genres et s'étend très loin en avant, au détriment du maxillo-turbinal qui n'est bien développé que dans sa portion terminale. Le neurocrâne est brachycéphale. Le trou carotidien est situé en position moins externe en arrière de la bulle, non loin du trou déchiré postérieur.

Les incisives supérieures sont très petites, peu élargies distalement et les médianes I^1, plus petites que I^2, contrairement à *Propithecus* et *Indri*, ne sont pas convergentes vers le plan médian. La canine, qui porte un fort métastyle postérieur, ressemble beaucoup à la prémolaire suivante, avec sa couronne à peine caniniforme. Les styles des molaires supérieures sont très saillants, de même que les cuspides.

Il existe, chez les deux sexes, des glandes de marquage à un emplacement qui n'a pas d'équivalent chez les Lémuriens : elles sont situées au niveau de l'angle maxillaire inférieur. Comme chez *Phaner*, les éléments sébacés sont beaucoup plus développés chez le mâle (Bourliere, Petter et Petter-Rousseaux, 1956).

Le pénis, court, est soutenu par un os pénien bifide : les deux cornes antérieures, dont la longueur mesure le tiers de la longueur totale, sont prolongées en arrière par une partie commune qui se renfle considérablement à l'extrémité proximale. Le gland porte deux paires de très forts crochets cornés.

Le clitoris ne présente pas la tendance à l'élargissement qui se manifeste chez les deux autres genres et reste allongé, étroit et pendant. Sa face inférieure porte une profonde gouttière, de l'orifice urétral basal à l'ouverture de la fosse glandulaire apicale très vaste.

Du point de vue anatomique, *Lichanotus* se rapproche beaucoup de *Propithecus*. Le tortillon intestinal est cependant beaucoup plus simple, vraisemblablement en liaison avec la taille beaucoup plus faible de l'animal. Il n'y a pas de vésicule biliaire.

La garniture chromosomique est caractérisée par un plus grand nombre d'acrocentriques, en comparaison de la formule des autres Indrinés.

Comme la plupart des Lémuriens nocturnes, *Lichanotus* vit normalement en solitaire. Son rythme d'activité est plus faible que pour les formes diurnes et ses mouvements sont plus lents.

Cet animal, rare, difficile à observer, se rencontre dans la forêt de l'Est, de Fort-Dauphin à Vohémar, et dans les forêts du Nord-Ouest, au Nord de Majunga. Ces deux aires de répartition disjointes correspondraient à deux variétés, *L. laniger orientalis* (Lorenz), 1891 pour le premier et *L. laniger occidentalis* Gmelin, 1788 pour le second. Ces deux formes, très voisines, ne se distinguent que par quelques caractères de pelage peu importants.

Les gisements de subfossiles du Sud-Ouest n'ont fourni aucun ossement attribuable à *Lichanotus* qui, comme de nos jours, n'étaient probablement déjà pas représentés dans ces régions. Dans le Centre, on a découvert un fémur de même longueur que celui de la forme actuelle mais nettement plus robuste. Ainsi, à une certaine époque, les *Lichanotus* ont peuplé les régions centrales de l'Ile où ils sont maintenant absents.

3-2. *Propithecus* Bennet, 1832.

Le crâne est intermédiaire, du point de vue de l'allongement relatif du museau et du neurocrâne, entre *Lichanotus* et *Indri*. Les sinus frontaux sont considérablement développés et soulèvent la région interorbitaire qui est fortement convexe dans toutes les directions.

Les fosses nasales, très spacieuses, sont occupées par l'endoturbinal I, très développé en hauteur,

Source : MNHN, Paris

mais qui ne s'étend que dans la moitié postérieure, et par le maxillo-turbinal, renflé dans la moitié antérieure et qui s'étend également en arrière, sous l'endoturbinal I.

Les orbites sont très grandes, leur diamètre étant égal à celui de la partie préorbitaire du museau, mais relativement moins vastes que celles de *Lichanotus*. Ces animaux, strictement diurnes, montrent pour des yeux relativement très grands, un *fundus* typique de nocturne (Pariente, 1970) : la pupille est sombre et tout le fond de l'œil, sans pigmentation, est tapissé d'un *tapetum lucidum* extrêmement doré et réfléchissant. Par contre, les vaisseaux irriguant la rétine, divergeant de la pupille, ont un certain nombre de leurs ramifications qui convergent vers une zone qu'aucun caractère ophtalmologique ne distingue et qui occupe la position de la dépression préfovéale mise en évidence chez *Lemur catta* et *Hapalemur griseus*.

Il s'agit probablement d'un exemple d'acquisition récente et secondaire d'un mode de vie diurne, tous les éléments anatomiques ne s'étant pas encore adaptés.

Les canines sont longues et tranchantes, ce qui leur confère une forme de croc inhabituelle pour un Indridé. L'arcade dentaire diverge légèrement jusqu'au bord postérieur de M^2 et se resserre légèrement au niveau de M^3.

Rappelons que l'os central n'est pas soudé au scaphoïde.

Les glandes de marquage ne se rencontrent que chez le mâle arrivé à maturité sexuelle et constitue une glande impaire située sur la face antérieure du cou.

Le pénis, morphologiquement très semblable à celui de *Lichanotus*, ne porte cependant que de très petites épines cornées disposées en files sur des crêtes séparées par de fins sillons longitudinaux. Le *baculum* est bifide et les deux branches antérieures sont plus longues que la branche commune, cylindrique.

Le clitoris, très aplati, se rabat vers l'arrière et recouvre l'orifice urétral et vaginal encadrés par deux éminences pseudoscrotales, simulant des organes génitaux mâles. Cette impression est renforcée par la présence de la crypte glandulaire terminale.

L'anatomie est typique des Indridés par son colon, son utérus... Il faut cependant signaler une anomalie dans la distribution des artères brachiocéphaliques : il ne part de l'aorte qu'un seul tronc brachiocéphalique commun car l'artère sous-clavière gauche a son point de départ sur cette artère, non loin de son origine, et ne part pas directement de l'aorte comme chez tous les autres Lémuriens.

Les *Propithecus* vivent par petits groupes familiaux, en troupes de 4 à 6 individus qui ne comportent jamais plus d'un jeune et se déplacent en bande. Les relations sociales ne sont pas très élaborées : les individus d'un même groupe ne jouent pas entr'eux et dorment le plus souvent séparément. Cependant, au cours des nuits froides, ils peuvent se rassembler pour dormir ; ils ne se battent pas pour la nourriture, composée de bourgeons, de feuilles et de fruits.

Les Propithèques sont présents dans toutes les forêts de l'Ile et on s'accorde pour distinguer deux espèces, *P. verreauxi* et *P. diadema*.

P. verreauxi (Grandidier), 1867.

C'est la plus petite des deux espèces. Les sinus frontaux sont très fortement convexes et le contour des narines est plus arrondi. Les incisives latérales I^2 sont peu réduites par rapport à I^1. La queue est très longue.

Les nombreuses variétés, peu différentes, ont une aire de répartition correspondant aux forêts côtières du Sud et de l'Ouest (de Fort-Dauphin au nord de Majunga), à la zone centrale des Hauts-Plateaux et aux forêts de la moitié Nord de la côte Est.

P. diadema Bennet, 1832.

Le plus grand des Propithèques a une région interorbitaire moins renflée, une ouverture nasale piriforme, des incisives latérales I^2 réduite. La queue, assez courte, ne dépasse pas le niveau du genou.

La formule chromosomique est différente de l'espèce précédente, par le nombre fondamental et le nombre diploïde, tous deux plus grands.

Source : MNHN, Paris

Cette espèce très homogène, aux nombreuses variétés chromatiques, se rencontre sur une large bande qui comprend les forêts humides de la côte Est, de Fort-Dauphin à Sambava, et déborde largement sur les reliefs des Hauts-Plateaux.

P. diadema perrieri (Lavauden), 1931 présente une aire géographique disjointe de celle de tous les autres *Propithecus*, strictement localisée à la Montagne d'Ambre, à l'extrême nord de Madagascar.

Sa plus petite taille, son crâne plus court et élargi lui vaudrait peut-être d'être érigé au niveau d'une espèce particulière.

Formes subfossiles.

Les gisements du Centre ont livré une série d'os des membres postérieurs légèrement plus petits que les os de *P. diadema* et d'une gracilité équivalente. Or, à la latitude des gisements du centre, la forme actuelle ne dépasse pas, vers l'Ouest, le niveau du relief de faille de la Mandraka, située à plus de 100 km des gisements du Lac Itasy.

Les gisements du Sud et du Sud-Ouest, Tsirave en particulier, ont fourni un crâne complet et des os des membres « fort semblables aux ossements analogues des Propithèques de Verreaux vivants dans la région », pour lequel l'auteur des fouilles a créé une nouvelle espèce, *P. verreauxioides* Lamberton, 1939.

Sur le crâne, nous n'avons guère trouvé de différences significatives entre l'exemplaire B.M. (N. H.) nº 35. 1. 8. 15 de *P. v. deckeni* mâle et le crâne de la forme subfossile, si ce n'est au niveau des crêtes lambdoïdales, plus saillantes, et des crêtes temporales, plus convergentes et au relief plus accusé ; les orbites sont légèrement plus petites.

Mais le bombement modéré de la région frontale et l'importance du rétrécissement post-orbitaire sont comparables. Les dents sont identiques et la dernière molaire montre le même stade de réduction.

C'est pourquoi nous inclinons à ne considérer cette forme *P. verreauxi verreauxioides* que comme une variété légèrement plus robuste que les formes actuelles comme cela se rencontre pour la plupart des représentants subfossiles des genres actuels.

Les os des membres, d'attribution difficile car d'autres genres d'Indridés subfossiles présentent des tailles comparables, montrent l'existence d'une forme de *Propithecus cf. verreauxi* légèrement plus trapue.

3-3. *Indri* Geoffroy, 1796.

Sur le crâne plus allongé que chez les formes précédentes, les orbites apparaissent relativement réduites (le diamètre orbitaire est inférieur à la longueur préorbitaire du museau), les sinus frontaux ne s'étendent pas vers les racines des arcades post-orbitaires et le neurocrâne paraît plus dolichocéphale. Les fosses nasales, plus allongées mais plus basses, sont limitées dorsalement par des nasaux qui ne sont plus étendus que chez *Propithecus*, ce qui entraîne une obliquité beaucoup plus importante du plan de l'ouverture nasale par rapport à l'axe du crâne.

Les cornets sont très allongés et le nasoturbinal, l'endoturbinal I et le maxilloturbinal constituent trois étages de même hauteur, le cornet médian étant le plus court. Il existe un cinquième endoturbinal, de petite taille, qui obstrue le sinus présphénoïdal.

D'une manière générale, le crâne est plus robustement construit : les crêtes temporales, bien en relief chez les individus adultes, restent parallèles et très écartées l'une de l'autre, mais se raccordent nettement en arrière avec les crêtes lambdoïdales extrêmement saillantes ; le processus paraoccipital s'allonge et devient styliforme ; les arcades post-orbitaires et zygomatiques sont très larges, en particulier les dernières.

Les incisives I^1 et I^2 sont subégales, la canine courte et les styles des molaires sont moins accusés que chez *Propithecus*. L'arcade dentaire cesse de s'élargir vers l'arrière à partir de M^2 et marque le début du rétrécissement qui s'accentue au niveau de M^2 ; celle-ci, tricuspide, est nettement moins réduite que chez les deux autres genres. La symphyse mandibulaire est plus courte et moins oblique.

La régression des glandes de marquage est telle, chez ce genre, que celles-ci ont disparu. La queue, comme l'indique son ancien nom spécifique, *brevicaudatus*, est très courte.

Source : MNHN, Paris

Le pénis, soutenu par un *baculum* qui s'élargit en avant et se divise en deux cornes courtes, possède un gland à reliefs polygonaux qui portent, sur les faces latérales, du côté proximal, une douzaine de petites épines cornées.

Le clitoris a son extrémité extrêmement élargie, folliacée, qui se rabat en « tablier » sur les orifices génito-urinaires. On retrouve au centre de la face ventrale une fossette glandulaire élargie reliée en arrière, par un étroit sillon, à l'orifice urétral très voisin.

Sur le plan anatomique, la vésicule, énorme, contraste par son développement, avec son absence chez *Lichanotus* au régime alimentaire identique. En relation avec la taille, le *coecum* s'hypertrophie (trois fois la longueur du corps) de même que le tortillon du colon, dont les anses sont plus irrégulièrement disposées que chez *Propithecus*. Le système artériel de l'intestin grêle, du *coecum* et du colon ne présente pas la disposition classique des Mammifères, c'est-à-dire des arcs artériels anastomosés. Les vaisseaux mésentériques constituent un réseau basal d'où partent des pinceaux divergents d'artères grêles et parallèles qui gagnent les diverses parties du tube intestinal. Cette curieuse disposition ne trouve son équivalent que chez certains Porcins (Milne-Edwards, 1875).

Comme chez *Microcebus*, *Varecia* et *Lepilemur*, on trouve un sac laryngo-trachéal postérieur, situé dorsalement par rapport à la trachée à laquelle il s'abouche entre le bord inférieur du cricoïde et le premier anneau de la trachée, incomplet dorsalement, comme les suivants. Sa base est munie d'une sangle musculaire dont les contractions permettent la fermeture du sac. C'est pourquoi ce diverticule ne saurait constituer une réserve d'air qui serait violemment expulsée lors de l'émission des cris : sa contraction est purement passive et sa capacité très faible font que ce rôle doit être secondaire. Cependant les animaux munis d'un tel appendice ont généralement une voix très puissante (*Varecia*, *Indri*). Il est probable que ce sac constitue une caisse de résonnance lorsqu'il est gonflé par l'air expiré par les poumons, glotte fermée (Kollmann, 1914). Il est intéressant de noter que le sac laryngo-trachéal absent chez les deux genres voisins, se retrouve identique dans des genres appartenant à des familles différentes, en particulier *Microcebus* et *Lepilemur*, considérés comme des formes primitives parmi les Lémuriens.

Le plus grand des Lémuriens actuels vit en groupes familiaux de trois ou quatre individus et semble se cantonner à un territoire dont la signalisation et la défense seraient assurées par ses hurlements.

Le genre est monospécifique, *Indri indri* (Gmelin), 1788.

b. 2 — Genres subfossiles.

Les gisements subfossiles ont livré huit crânes en très bon état qui rappellent immédiatement ceux des plus grands Indridés actuels, les Indris et surtout les Propithèques, ce qui a fait dénommer les deux genres qu'on y a distingués *Neopropithecus* et *Mesopropithecus*.

1. — *Affinités avec les Indridés actuels.*

On retrouve sous leur forme typique tous les caractères de Lémuriens lémuriformes : la structure de l'orbite, du temporal avec les bulles auditives et la circulation carotidienne, des fosses nasales avec le développement du premier endoturbinal, et le peigne dentaire à la mandibule.

Des dispositions architecturales correspondant à des tendances évolutives réalisées chez les Indridés actuels sont également reconnaissables chez les formes subfossiles et même certains détails ostéologiques.

Sphérisation du neurocrâne.

La boîte cérébrale est globuleuse et l'analyse factorielle montre que pour une longueur (NAO, nasion-opisthocrânion) du même ordre que chez Propithèque, la largeur bipariétale (LBP) est la même et la hauteur (HCA) supérieure.

Source : MNHN, Paris

Raccourcissement de la face.

La partie préorbitaire de la face correspond comme chez les Indridés actuels à la région antémolaire. Sur l'analyse factorielle, l'axe I, à signification faciale et accessoirement orbitaire, est tel que les formes subfossiles se situent au niveau des Indris et non loin des Propithèques.

Les nasaux sont très courts et le plan de l'ouverture nasale est très oblique comme chez *Indri*.

Articulation temporo-mandibulaire.

La fosse glénoïde et le condyle articulaire présentent des morphologies très semblables à celles décrites pour les formes actuelles : fosse glénoïde très profonde, creusée en canal longitudinal très court, demi-cylindrique et terminée en arrière par une haute apophyse post-glénoïde ; condyle arrondi transversalement et prolongé en arrière et perpendiculairement par une facette triangulaire.

Divers détails ostéologiques du crâne.

La fosse mésoptérygoïdienne est extrêmement profonde et limitée, du côté interne, par une apophyse qui s'étend peu en arrière, et du côté externe, au contraire, par une lame ectoptérygoïde très haute et très longue, qui s'appuie sur la région antérieure de la bulle auditive en ménageant un gros *foramen* ptérygo-spineux. Cet orifice est parfois si vaste et le pont reliant la bulle si grêle qu'il est toujours cassé, et son bord antérieur a quelquefois été considéré comme la limite d'extension vers l'arrière de la lame ectoptérygoïde.

Le *zygoma* présente la forte échancrure caractéristique en avant de l'apophyse post-glénoïde et s'insère sur le maxillaire entre M^1 et M^2 comme chez les formes actuelles (fig. 61).

Le *foramen* malaire est minuscule ou absent.

Les trous sous-orbitaires sont au nombre de deux.

Mandibule.

En plus de la forme de son condyle articulaire, la mandibule des formes subfossiles évoque à ce point les Indridés actuels qu'il serait difficile dans certains cas, de la reconnaître d'une mandibule d'*Indri* : la symphyse, très longue et oblique, se prolonge jusqu'à la limite M^1-M^2 ; l'apophyse est très étalée et l'apophyse coronoïde, très aiguë, surplombe largement le condyle.

Dents.

La formule dentaire est la même avec un peigne à quatre dents et seulement 2 prémolaires à chaque demi-mâchoire. Les incisives antérieures sont bien développées, la canine en croc, les prémolaires sécodontes et les molaires sélénodontes à tubercules aigus ; la dernière molaire M^3 est la plus petite.

L'encéphale.

Le cerveau, étudié par moulage endocrânien (Smith, 1908) montre exactement la même forme que celui d'*Indri*, plus aplati que chez *Propithecus* ; les sillons sont les mêmes.

Conclusion.

Cet ensemble de caractères nous semble suffisant pour affirmer les affinités extrêmement étroites entre *Neopropithecus* et *Mesopropithecus* d'une part, et les grands Indridés actuels d'autre part, et pour ranger toutes ces formes, non seulement dans la famille des Indridés, mais dans une sous-famille qui apparaît très homogène, les Indrinés (ou Indrisinés Geoffroy, 1851, non conforme à l'éthique taxonomique — Simpson 1945, Mayr et Usinger, 1953).

Source : MNHN, Paris

2. — *Caractères particuliers aux formes subfossiles*

Caractères généraux.

Malgré les caractères précédemment passés en revue, on constate que sur le dendrogramme de classification automatique par la variance, *Neopropithecus* et *Mesopropithecus* sont rattachés, non pas aux formes actuelles, mais au contraire à toutes les autres formes subfossiles, pour constituer un ensemble qui n'est rattaché aux formes actuelles, dont *Daubentonia*, qu'à la dernière agrégation. Sur le premier plan factoriel, les points ME, représentatifs des formes qui nous intéressent, sont situés hors de l'axe IN — PR — DA — AV, environ à mi-distance entre les Indris-Propithèques et les Archéolémurs.

C'est surtout l'axe II qui différencie les deux types principaux chez ces formes de moyenne taille. Cet axe est polarisé d'un côté par les variables orbitaires (HOR et surtout LOR et LEO) et le rétrécissement post-orbitaire (LFR) et de l'autre par la largeur bizygomatique (LBZ) et les largeurs de la face inférieure du crâne (LBA, LBC, LSM). Ce sont ces variables que nous allons retrouver dans l'étude des caractères propres aux formes subfossiles.

Région orbitaire.

Les orbites présentent une forme et une disposition qui diffèrent beaucoup de celles des Lémuriens actuels : les orbites sont petites, plus hautes que larges au lieu d'être subcirculaires, plus rapprochées ; l'angle des plans orbitaires est très ouvert : APO qui varie entre 100 et 110° chez les Indridés, atteint 128 à 130° chez les formes subfossiles.

La possession de petites orbites est souvent considérée comme un caractère primitif. Mais chez les Lémuriens, groupe essentiellement nocturne, il semble que l'acquisition d'un mode de vie diurne soit une adaptation secondaire. La présence d'orbites réduites, rapprochées et frontales est interprétée comme les signes d'une activité diurne. Il est tout à fait remarquable de constater que les adaptations anatomiques à ce mode de vie sont déjà acquises chez des formes subfossiles, tandis que chez les formes actuelles pratiquant le même mode de vie, on constate la persistance de caractères liés d'ordinaire à un mode de vie nocturne (dimensions et orientation des orbites, rétine). Il n'est cependant pas exclu que ces Lémuriens subfossiles proviennent d'une lignée n'ayant aucune adaptation à la vie nocturne.

La présence d'un *os planum* a été signalée dans la paroi orbitaire interne (Standing, 1908). En fait, la vogue des idées de Forsyth-Major (1901), qui voyait des *os planum* chez presque tous les Lémuriens, a fait interpréter comme lame papyracée ce qui, dans la plupart des cas, s'est révélé être la partie pré-naso-palatine du processus orbitaire du palatin.

Le lacrymal porte au niveau de la *crista posterior* une forte crête denticulée qui limite vers le haut une échancrure sus-orbitaire bien circonscrite car également bordée en haut par une épine orbitaire.

L'arcade post-orbitaire, présente, dans sa partie jugale, une section plus nettement triangulaire par suite du développement d'une lame osseuse qui constitue une timide ébauche de fermeture de l'orbite vers l'arrière.

Région fronto-nasale.

Le profil sagittal de cette région présente une forte concavité inhabituelle chez les Lémuriens actuels, même parmi ceux qui possèdent de vastes sinus frontaux bombés. Cette courbure, à laquelle se trouve associée la disposition frontale des orbites, confère aux crânes subfossiles une allure simiesque souvent soulignée dans les premières descriptions.

Même chez les formes à la région interorbitaire plate comme *Mesopropithecus platyfrons*, la concavité est beaucoup plus nette que chez les formes actuelles, même celles à sinus frontal très bombé (*Propithecus verreauxi* BM (NH) n° 35.1.8.19). En effet, la courbure commence au niveau du tiers proximal des nasaux, ce qui contribue à abaisser la hauteur des fosses nasales qui s'ouvrent par un orifice aplati transversalement. Il en est de même postérieurement pour les choanes qui sont très rétrécies.

Le bombement de la région interorbitaire, très variable, se termine généralement de façon très abrupte du côté postérieur, suivant deux lignes qui prolongent le rebord postérieur des arcs post-

Source : MNHN, Paris

orbitaires et se raccordent en arrière pour constituer l'origine d'une crête sagittale plus ou moins haute : ainsi se trouve limitée une aire frontale losangique, plus large qu'étendue dans le plan sagittal.

Dans tous les cas, la convexité, plus ou moins forte, respecte une aire légèrement déprimée dans le plan sagittal, et un court sillon en arrière du rebord supérieur des orbites.

Le problème de la signification taxonomique de ce renflement a été posé :

Pour *Mesopropithecus* deux crânes d'adultes montrent :

— pour l'un (AM nº 22100233), une région bombée suivant les deux axes du losange (à l'exception de la légère dépression centrale), limitée en arrière par deux arêtes temporales aiguës se rejoignant en arrière suivant une crête médiane sagittale. Les molaires de cet exemplaire sont très usées, les cuspides linguales présentent au centre une zone d'ivoire bordée par deux crêtes d'émail ; cette usure, qui ne possède pas d'équivalent chez les formes actuelles, témoigne d'un âge avancé.

— pour l'autre (AM nº 22100223), l'aire losangique est presque plate, limitée en arrière par deux arêtes plus émoussées et basses qui se rejoignent en un relief sagittal arrondi ; l'ivoire n'apparaît pas au niveau des molaires.

— Sur un troisième crâne (A.M. nº 22100812), très jeune, la région interorbitaire se trouve dans le prolongement des nasaux, absents mais très certainement rectilignes. Ce profil rectiligne fait avec le plan palatin un angle beaucoup plus ouvert que chez les Indridés adultes actuels par suite de la très grande brièveté du museau qui ne porte à ce stade que de petites dents lactéales. La croissance se fait donc par un allongement de la région pré-orbitaire de la face, accompagnée d'un redressement de la moitié antérieure des nasaux. Sur le crâne de la forme juvénile, l'aire interorbitaire est limitée en avant par une zone légèrement déprimée qui la sépare des rebords orbitaires, et en arrière par deux arêtes qui ne sont bien saillantes qu'à leur raccord avec les arcs post-orbitaires. Elles s'atténuent rapidement et se courbent vers l'arrière bien avant d'atteindre la ligne médiane.

Il semble que l'extension du sinus frontal soit liée à l'âge. On peut d'ailleurs faire la même constatation chez les formes actuelles (nouveau né de Propithèque B. M. (N. H.) nº 9000511). C'est pourquoi l'appartenance des trois crânes à une espèce unique *M. pithecoïdes* semble probable.

Pour *Neopropithecus*, nous avons des dispositions homologues à celle rencontrées chez *Mesopropithecus*

Un crâne aux molaires usées (A.M. nº 21100123) présente une aire frontale extrêmement bombée, davantage encore que sur le crâne de *Mesopropithecus*, limitée en arrière par une arête saillante prolongée par une crête sagittale antérieure basse : c'est la forme *N. globiceps*.

Le crâne (A.M. nº 21200223), aux molaires non usées, aux sutures basi-occipitale et pariéto-occipitale non oblitérées, présente une zone interorbitaire légèrement bombée au niveau des racines post-orbitaires, à peine limitée postérieurement par deux saillies très basses qui convergent en arrière sans cependant s'unir en une crête sagittale. Cette morphologie ne saurait justifier à elle seule la création de l'espèce *N. platyfrons* (fig. 62).

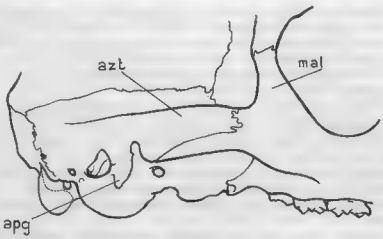
Arcade zygomatique.

Le *zygoma* des formes subfossiles est, par de nombreux caractères, différent de l'arcade zygomatique des formes actuelles.

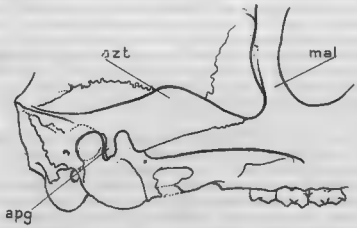
La très forte convexité des arcades ménage une fosse temporale qui présente en *norma dorsalis* une forme de triangle équilatéral contrastant avec le triangle aplati des Indris. Cet écartement des arcades entraîne, vers l'avant, un raccord à l'anneau périorbitaire avec une direction beaucoup moins oblique par rapport au plan sagittal et ainsi se forme sous l'orbite une large facette, dirigée vers l'avant et qui constitue une véritable pommette.

De profil, le rebord supérieur de l'arcade, au lieu d'être faiblement convexe vers le haut comme chez les Indridés actuels, prend une allure sigmoïde caractéristique (fig. 61) : en avant, la hauteur est inférieure à celle rencontrée chez les formes actuelles et cette zone correspond à une profonde échancrure qui creuse l'arcade en dessous du niveau inférieur de l'orbite ; au-delà du tiers antérieur, la hauteur s'accroît brusquement et la lame zygomatique se raccorde par son bord supérieur horizontal à la crête lambdoïdale, qui, rappelons-le, se termine au niveau de l'orifice stylomastoïdien chez les genres actuels.

Source : MNHN, Paris



Propithecus verreauxi
B.M. (N.H.) 35.1.8.15



Neopropithecus platyfrons
A M 21200223

FIG. 61. — INDRIDÉS — Arcade zygomatique vue latérale du côté droit.
apg : apophyse-post glénoïde — azt : apophyse zygomatique du temporal — mal : malaire.

Entre l'écaille temporale et l'arcade se trouve ainsi dessinée une profonde gouttière antéro-postérieure qui constitue une sorte d'auvant au-dessus du méat auditif externe.

La suture temporo-malaire présente également quelques particularités. Elle est ici plus horizontale et en avant, on ne retrouve pas la brusque inflexion de la suture vers le haut : les deux os se raccordent en biseau au fond de l'échancrure post-orbitaire. Le crâne A. M. nº 21200223 montre même, au niveau des derniers millimètres de la suture, de petites sinuosités qu'on est tenté de rapprocher des fortes indentations de la courte partie verticale de la suture des Indridés actuels. En arrière, le malaire ne se termine pas en biseau contre l'arcade zygomatique du temporal et son extrémité tronquée contribue à limiter en avant la profonde scissure glénoïde.

Il semble que le passage des formes subfossiles aux formes actuelles se soit faite par réduction de la puissance de la musculature temporo-maxillaire, ce qui aurait entraîné une diminution de la lar-

Source : MNHN, Paris

geur de la fosse temporale par rapprochement des arcades zygomatiques. Il en serait résulté pour celle-ci un raccourcissement qui se traduit par un comblement de l'échancrure post-orbitaire, le basculement de la suture temporo-malaire qui s'est de plus coudée en avant. Ces transformations sont accompagnées d'un allègement de l'arcade qui voit sa hauteur diminuer dans la région postérieure, ventralement par amincissement du biseau jugal, dorsalement par diminution de la hauteur de la crête zygomatique qui perd le contact avec la crête lambdoïdale.

L'apophyse post-glénoïde, chez les formes subfossiles, n'est pas largement soudée à la bulle, par ailleurs plus allongée, mais seulement rattachée, sur toute sa hauteur, par un mince pont osseux.

Rétrécissement post-orbitaire.

Comme chez la plupart des formes subfossiles, il est, chez *Neopropithecus* et *Mesopropithecus*, plus marqué que chez les Indridés actuels, tout en étant moins prononcé que chez les Lémurs.

Crêtes d'insertions musculaires.

Là aussi, comme chez la plupart des formes fossiles, les crêtes sagittale et lambdoïdales sont hautes et saillantes, tandis que les arcs post-orbitaires et zygomatiques sont plus robustement construits. Les processus paraoccipitaux constituent de fortes pyramides saillantes et le rebord postérieur du palais est bordé par un épais bourrelet prolongé en arrière par une épine nasale postérieure.

Chez les individus adultes de *Mesopropithecus*, les deux arêtes postérieures du losange interorbitaire se réunissent, sans diminuer de hauteur, en une crête sagittale très élevée (2 mm) chez l'individu âgé (A.M. nº 22100233) ou basse (0,5 mm) chez l'individu plus jeune (A.M. nº 22100223).

En arrière, la crête sagittale se raccorde brusquement, presque à 90º sur le crâne âgé, aux crêtes lambdoïdales extrêmement saillantes qui, comme nous l'avons vu, se recourbent vers l'avant pour se raccorder aux crêtes zygomatiques.

Sur le crâne juvénile (A.M. nº 22100812), les deux crêtes temporales sont à peine marquées et tournent vers l'arrière peu après les arcs post-orbitaires, laissant entr'elles un large espace. Elles divergent ensuite progressivement vers les bords extérieurs de l'occipital.

Sur le crâne de Néopropithèque âgé (*N. globiceps* A. M. nº 21100123), après un pincement (2 mm) situé juste en arrière de la jonction des deux arêtes post-temporales, la crête sagittale basse et à sommet plat, s'élargit en arrière (5 mm), puis après un léger rétrécissement, se raccorde aux crêtes lambdoïdales très aiguës. On retrouve la même disposition chez la forme à front aplati (A.M. nº 21200223) mais les crêtes temporales, pas plus marquées que chez les grands Indridés actuels, restent très éloignées les unes des autres (jusqu'à 14 mm), tout en conservant les mêmes sinuosités. Là encore, il nous semble que les différences observées dans la configuration des crêtes sagittales de *Neopropithecus* sont essentiellement liées à des facteurs individuels (âge, sexe ?) et n'ont pas de signification spécifique.

Neurocrâne.

Vu en *norma occipitalis*, la région sous-lambdoïdale des Indridés subfossiles paraît considérablement élargie. En fait, c'est surtout l'extension latérale de la région pétro-mastoïdienne sous l'arcade zygo-lambdoïdale qui lui confère cet aspect. La zone recouvrant le vermis médian est hémicylindrique chez les formes jeunes mais ce relief se trouve masqué par les racines de la crête médio-occipitale chez les individus âgés. Le diamètre latéral du *foramen magnum* est égal, ou supérieur à la hauteur.

Vue de profil, l'écaille occipitale fait un angle égal ou plus ouvert avec le basi-occipital (80º pour les Indris et Propithèques, 80 à 90º pour les formes subfossiles), mais la contribution du néooccipital à la formation de la voûte crânienne est la même que chez Indri. La bascule du plan du trou occipital vers le bas semble moindre par suite de la position moins reculée de l'opisthion.

Source : MNHN, Paris

Dents.

Les dents sont très semblables à celles des formes actuelles et ne s'en distinguent que par quelques détails.

Les incisives I^1 et I^2, conservées sur les crânes de Néopropithèque seulement, sont plus grandes que chez les formes actuelles, en particulier les médianes I^1 qui s'affrontent au niveau de l'extrémité de la couronne. Leur extrémité en biseau ne présente pas de surface d'abrasion.

Les canines sont allongées en crocs comme chez les Propithèques mais possèdent en arrière un talon mieux marqué.

Les prémolaires P^3 et P^4 sont moins nettement sécodontes, leur face linguale étant plus largement développée.

Les molaires sont quadricuspides avec trois styles externes. Les cuspides sont moins aiguës et, chez les individus âgés, la couche d'émail des cuspides linguales est usée et l'ivoire apparaît en creux entre deux croissants d'émail, réalisant des figures qui rappellent des dents jeunes d'Herbivores. Le décalage entre les cuspides vestibulaires et les cuspides linguales est à peine ébauché. La dernière molaire M^3 est moins réduite que chez les Indridés actuels.

Les dents portées par la mandibule ressemblent, dans le détail, aux dents des Propithèques.

Membres.

Les membres des Indridés subfossiles ne sont connus que par leur humérus. D'après Lamberton (1939) leur morphologie montrerait une adaptation moindre à la vie arboricole. D'après les études récentes de A. Walker (1967), ces formes disparues se situeraient entre les *Pachylemur*, lents quadrupèdes arboricoles et terrestres et les *Megaladapis*, lents grimpeurs verticaux et sauteurs.

Conclusion.

Ces caractères qui séparent les Indridés actuels et les Indridés fossiles (essentiellement la réduction et la migration des yeux vers l'avant, le redressement du profil frontal, le fort rétrécissement post-orbitaire et la robustesse générale de la construction du crâne) ne nous semblent pas suffisants pour éloigner ces derniers de la sous-famille des Indrinés, où, par certains caractères (crêtes, rétrécissement...) ils évoquent les formes ancestrales probables des Indrinés actuels.

3. — *Genres et espèces d'Indrinés subfossiles.*

L'étude des caractères de ces formes subfossiles nous a déjà conduit à souligner que la distinction entre *N. globiceps* et *N. platyfrons* était basée sur des dispositions (étendue du sinus frontal, différenciation de la crête sagittale, rétrécissement post-orbitaire) susceptibles d'une très grande variation individuelle liée à l'âge, éventuellement au sexe.

De telles variations sont extrêmement larges au sein d'une espèce actuelle polymorphe comme *Propithecus verreauxi*. C'est pourquoi nous proposons de considérer *N. globiceps* comme un individu âgé de la même espèce que *N. platyfrons* qui serait un représentant adulte plus jeune (fig. 62). Pour des raisons d'antériorité, c'est le nom de la première espèce qui serait conservé.

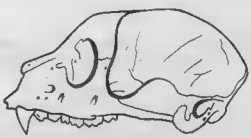
Quant à la distinction entre les deux genres, *Mesopropithecus* et *Neopropithecus*, elle se heurte à des difficultés pratiques si on fait abstraction de l'état de conservation très différent des pièces suivant leur provenance. En effet, les pièces découvertes dans le gisement d'Ampasambazimba sont patinées, brunâtres avec des sutures peu apparentes, recoupées par de nombreuses craquelures. Les formes du Sud-Ouest provenant de dépôts marécageux comme Tsiravé, Beloha ou de la grotte d'Anzoabo sont dans un parfait état de conservation.

En fait, toutes les dispositions structurales et de nombreux détails ostéologiques (arcade zygomatique) sont identiques dans les pièces retirées des deux régions.

Source : MNHN, Paris

Mesopropithecus globiceps adulte jeune
(Neopropithecus platyfrons)
A.M. nº $\overline{21}$ 200-213

Mesopropithecus pithecoïdes jeune
A.M. nº $\overline{22}$ 100 812



Mesopropithecus globiceps adulte âgé
(Neopropithecus globiceps)
A.M. nº $\overline{21}$ 100 813

Mesopropithecoïdes pithecoïdes adulte âgé
A.M. nº $\overline{22}$ 100 513

FIG. 62. — *MESOPROPITHECUS* : profil sagittal en fonction des espèces et de l'âge.

Quand on tente d'établir la liste des caractères génériques distinctifs, celle-ci paraît peu convaincante :

— taille légèrement plus grande de *Mesopropithecus* pour le crâne et les membres ;

— construction moins robuste du crâne pour *Neopropithecus* : crête sagittale plus basse que le relief du sinus frontal chez les individus âgés ; par contre l'encoche sus-orbitaire est délimitée chez *Neopropithecus* au-dessus par une épine et au niveau du lacrymal par une crête denticulée ;

— rétrécissement post-orbitaire plus marqué chez *Mesopropithecus*. Cependant, l'étude comparée du moulage endocrânien des lobes temporaux avec ceux d'Indri montre que leur extension est la même, malgré une constriction nettement plus importante chez la forme subfossile. C'est pourquoi, il ne faut pas exagérer l'importance de ce caractère ;

— pincement caractéristique des nasaux de *Neopropithecus*, beaucoup moins marqué sur le crâne découvert sur les Hauts-Plateaux ;

— suture concave du rebord inférieur de la symphyse mandibulaire chez les Néopropithèques, tandis qu'elle est rectiligne chez les Mésopropithèques.

Ces quelques caractères, basés sur un très petit nombre de pièces ne nous paraissent pas suffisants pour définir deux genres et nous proposons de réunir les Indrinés subfossiles en un genre unique, *Mesopropithecus*, groupant deux espèces, l'une localisée dans les régions centrales de l'Ile, *M. pithecoïdes*, légèrement plus grande et plus robuste, et l'autre vivant dans les régions côtières du Sud-Ouest et du Sud, *N. globiceps* (tab. 28).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 28. — INDRINÉS SUBFOSSILES — regroupement des genres et des espèces.

Taxonomie ancienne	Taxonomie proposée
Mesopropithecus Standing 1908	*Mesopropithecus* Standing 1908
pithecoïdes Standing 1908	*pithecoïdes* Standing 1908
Neopropithecus Lamberton 1939	
globiceps Lamberton 1939	*globiceps* (Lamberton) 1939
platyfrons Lamberton 1939	

Il faut signaler que les uniques représentants de *M. pithecoïdes* (2 ME) et de *M. globiceps* (1 ME) traités en analyse factorielle sont très voisins dans le plan factoriel I et ne sont pas plus éloignés entr'eux que certains points représentatifs de *P. verreauxi* et *P. diadema*.

b. 3 — *Archaeoindris et Palaeopropithecus*

De premier abord, on hésite à ranger ces formes de grande taille, à l'aspect bestial, à côté de quelque Lémurien actuel que ce soit. Certains des caractères, quelquefois très modifiés, conduisent cependant à les considérer comme tels.

1. — *Caractères de* LEMURIFORMES.

L'architecture crânienne est, dans son ensemble, la même que pour un Lémurien, avec un neurocrâne bien développé et une face allongée, avec des caractères typiquement lémuriformes, comme l'absence de trou déchiré antérieur.

L'orbite, entourée d'un arc osseux complet, n'est pas séparée de la fosse temporale par une cloison. Sur la face interne, l'apophyse orbitaire du palatin s'insinue jusqu'au milieu de l'orbite, entre le sphénoïde et le maxillaire.

Le temporal, très modifié, conserve cependant un plan d'organisation de type lémuriforme, par sa pneumatisation et le plan des réseaux artériels et veineux.

Les fosses nasales sont garnies de deux cornets très développés, l'endoturbinal I dans la moitié postérieure et le maxillo-turbinal dans la région antérieure.

Cependant, certaines dispositions caractéristiques font défaut.

Le temporal ne présente pas de bulle auditive renflée, ni de tympanal libre dans une cavité tympanique.

Les dents antérieures de la mandibule ne constituent pas un peigne.

Ces deux derniers caractères sont remarquables par leur présence simultanée chez les LEMURIFORMES typiques, Lémuridés et Indrinés et, même dans le cas particulier des LORISIFORMES et de *Daubentonia*, l'un des deux est présent : chez les premiers, le tympanal est soudé au bord de la bulle et ne constitue pas un anneau libre mais les dents inférieures sont pectiniformes ; chez les seconds, les dents antérieures sont profondément modifiées et rappellent les dents de Rongeurs mais l'anneau tympanique est libre dans une bulle très saillante.

La position systématique de ces fossiles serait très difficile à préciser si on ne retrouvait sur le crâne des caractères qui rapprochent beaucoup ces formes disparues des Indrinés actuels.

2. — *Caractères d'Indridés.*

Ce sont les dents qui représentent le caractère le plus typique. Par la formule dentaire $I\frac{2}{2}, C\frac{1}{0}, P\frac{2}{2}, M\frac{3}{3}$, la morphologie des dents jugales, y compris la réduction de M^3, *Archaeoindris* et *Palaeopropithecus* montrent de très grandes affinités avec *Indri* et *Propithecus*, ce qui leur a valu leurs noms de genres respectifs.

Source : MNHN, Paris

Au niveau de l'articulation mandibulo-temporale, on retrouve une disposition identique à celle des Indridés : le condyle hémicylindrique est tronqué par une surface articulaire perpendiculaire qui vient buter sur l'apophyse post-glénoïdienne transversale, soudée du côté interne à une apophyse ventrale de l'os pétreux.

Au niveau de la paroi interne de l'orbite, le frontal et le maxillaire s'affrontent en arrière du lacrymal suivant une longue suture longitudinale. On a signalé chez les individus jeunes l'existence d'un *os planum* dont aucune figure n'a été publiée (Standing, 1908).

L'examen du crâne A. M. nº 4110022, où les canines définitives commencent à pointer, montre seulement, en avant des orifices naso-palatins et sphéno-palatins très voisins, une très petite portion d'os qui représente le palatin antérieur. Au-dessus de l'orifice sphéno-palatin, des sillons très peu profonds semblent délimiter une petite portion de l'apophyse orbitaire du frontal qui pourrait être confondue avec un *os planum*.

Le *zygoma*, malgré sa grande hauteur, rappelle beaucoup celui des Indris : ses bords sont subparallèles sauf au niveau de la profonde échancrure glénoïde ; la suture temporo-malaire, presque horizontale, correspond à un étroit biseau du jugal vers l'arrière, tandis qu'à l'avant, elle se redresse près de la barre post-orbitaire.

La fosse glénoïde est percée par un orifice vasculaire en relation avec le canal post-glénoïdien. Il n'y a pas d'orifice malaire et les orifices sous-orbitaires sont au nombre d'une paire. Les trous palatins antérieurs sont allongés, étroits et prolongés en avant par une gouttière longitudinale creusée dans les prémaxillaires. Cette gouttière est beaucoup plus longue que chez les formes actuelles, par suite de l'extension du prémaxillaire.

La forme générale de la mandibule, avec sa branche horizontale massive, sa longue symphyse oblique qui atteint en arrière le niveau de la séparation M_1-M_2, sa région goniale extrêmement large et arrondie, ainsi que son condyle, rappellent, en beaucoup plus robuste, la mandibule des Propithèques.

Notons que l'aplatissement du neurocrâne, la disposition des orbites, l'allongement de la face, de même que certains détails anatomiques comme la morphologie des apophyses et de la fosse ptérygoïde, en plus de la structure du temporal et de la disposition des dents préjugales de la mandibule, diffèrent considérablement des formes actuelles et subfossiles rangées dans les Indrinés. Mais les autres caractères dentaires et les diverses dispositions rappelées ci-dessus sont suffisants pour admettre *Archaeoindris* et *Palaeopropithecus* dans la famille des Indridés.

3. — *Caractères particuliers et communs aux Archaeoindris et Palaeopropithecus.*

3-1. *Angle palato-basicrânien.*

L'impression d'étrangeté que procurent les crânes de *Palaeopropithecus*, en dehors de dispositions orbitaires et nasales très particulières, provient surtout de l'aplatissement du neurocrâne dont la base présente, par rapport aux autres Lémuriens, une particularité remarquable : l'angle palato-basicrânien mesuré dans le plan sagittal entre la direction du palais (prosthion — rebord palatin postérieur) et la direction de la base du crâne (opisthion — extrémité postéro-inférieure du crible), est d'une dizaine de degrés inférieur au même angle mesuré chez les formes actuelles. Cette variation, qui peut paraître modeste est considérablement amplifiée par les grandes dimensions du crâne de Palaeopropithèque et fait paraître le neuro-crâne soulevé par rapport au plan alvéolaire, ou, si on fait reposer le crâne à plat sur une surface horizontale, semble relever fortement le prosthion au-dessus du niveau du support. Cette dernière orientation, purement artificielle, qui porte l'extrémité des nasaux au même niveau que la crête iniale, a été à l'origine d'une interprétation erronée du mode de vie de l'animal, considéré comme aquatique, ce que certains auteurs se sont évertués à confirmer par des observations ostéologiques entachées d'*a priori*. Il serait intéressant de préciser quelle branche de l'angle palato-basicrânien a effectué une rotation. Or, seule la méthode d'orientation vestibulaire, méthode physiologique basée sur la position des canaux semi-circulaires dans un plan horizontal lorsque l'animal prend une position d'alerte et d'attention, permet la comparaison de profils sagittaux crâniens par rapport à un repère homologue fixe (Delattre, 1950).

Source : MNHN, Paris

L'orientation d'un crâne de *Palaeopropithecus* (J. Mahé, 1967), après dissection du canal semi-circulaire externe, confère à la tête dans l'espace une position telle que le plancher du crâne fait, pour *Palaeopropithecus* et de nombreux Lémuriens, un angle d'environ 10° avec l'horizontale vestibulaire. Cet angle vestibulo-basicrânien (AVB), toujours très faible chez les Lémuriens, varie chez les Mammifères par rotation de la base du crâne autour de l' « axe vestibien » reliant les centres des deux boucles des canaux semi-circulaires horizontaux : d'une valeur de 30° chez les Carnivores, cet angle passe à une valeur nulle chez les Ongulés. Chez les Primates, le processus est compliqué par la brisure de la base du crâne : les plans du *clivus* et du *planum*, respectivement région postérieure et antérieure du sphénoïde de part et d'autre de la selle turcique, constituent un dièdre mesuré par l'angle sphénoïdal. Primitivement, cet angle est plat (180°) mais va progressivement se refermer, essentiellement par rotation du *clivus* et du basioccipital vers le bas (Delattre et Fenart, 1963). En fait, cette brisure n'est pas amorcée chez les Lémuriens et la bascule basi-crânienne a simplement amené l'ensemble rectiligne *planum-clivus*-basioccipital à faire avec l'horizontale vestibulaire, un angle de 11° chez *Palaeopropithecus* (fig. 63).

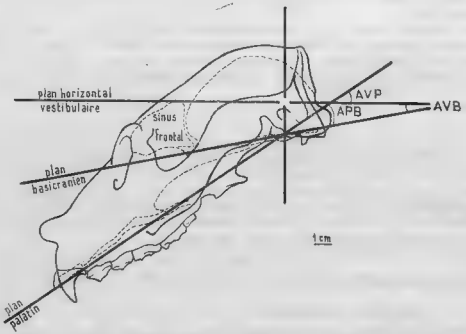


Fig. 63. — *PALAEOPROPITHECUS* — Orientation vestibulaire du crâne.
APB = angle palato-basicranien = 23°
AVB = angle vestibulo-basicranien = 11°
AVP = angle vestibulo-palatin = 34°

Quant au massif facial, il est caractérisé par une très grande constance, chez les Mammifères, de l'angle vestibulo-palatin (AVP), dont la valeur s'écarte peu de 30°. Mais les Lémuriens constituent une exception, la grandeur de l'angle dépassant généralement cette valeur (*Nycticebus* AVP = 45°, *Propithecus* AVP = 41°). Or, on retrouve pour *Palaeopropithecus* un angle de 31°.

La signification de ce basculement du massif facial vers le bas, chez les Lémuriens typiques, est difficile à interpréter.

L'observation chez *Palaeopropithecus* de la zone charnière entre le neurocrâne et le massif facial montre que la cavité encéphalique est étirée dans sa région antérieure, le crible étant situé à l'extrémité d'une sorte d'étroit vestibule. Au-dessus, se développe un sinus frontal hypertrophié : en section sagittale, il apparaît comme un triangle équilatéral qui s'insinue entre la région antérieure du neurocrâne et les fosses nasales. Cette disposition suggère que les Lémuriens actuels ont vu leur cavité encéphalique

Source : MNHN, Paris

s'agrandir moins par le développement de la zone occipitale (il n'y a pas brisure de la base du crâne) que par extension vers l'avant, ce qui a entraîné la résorption de la base du sinus frontal et le basculement vers le bas du massif facial. *Palaeopropithecus* illustrerait un stade primitif.

La rotation moindre du masif facial permet également d'interpréter l'angle que fait le bord postérieur de l'arcade avec le *zygoma* qui est aigu chez les formes fossiles et droit chez les formes actuelles.

3-2. *Temporal.*

La structure de cet os se distingue de celle représentée chez tous les Lémuriens actuels par le développement du tympanal et l'enfoncement de la cavité tympanique dans l'os pétreux (Saban, 1956, 1963).

Le tympan est fixé sur le bord interne du tympanal qui n'est pas libre car l'os se prolonge en un conduit auditif très long (1 cm), dont la partie ventrale s'étale largement sur la région pétro-mastoïdienne et constitue une muraille à surface externe irrégulière et plissotée en éventail (fig. 64) : en avant, elle se soude à l'apophyse post-glénoïde qu'elle recouvre postérieurement, englobe l'apophyse mastoïde très saillante, qu'elle déborde par dessous, vers l'arrière, pour atteindre la racine de l'apophyse para-occipitale, très haute pyramide aplatie, dirigée vers le bas et l'arrière ; du côté ventral, le tympanal s'étale largement sur la base du crâne, en recouvrant la presque totalité du rocher, une petite partie du basisphénoïde et du basioccipital ; vers l'avant, il émet une apophyse terminée par trois digitations qui surplombent l'orifice du canal tubaire ; en arrière, le rocher n'est visible qu'au niveau d'une petite échancrure percée par le trou déchiré postérieur et l'orifice du canal carotidien. Les orifices pétreux sont rejetés à l'extérieur de la suture tympano-pétreuse ou englobés : trou post-glénoïdien en avant, orifice de la corde du tympan sous le méat auditif, trou styloïde en avant de l'apophyse styloïde et trou stylomastoïdien en arrière.

Dorsalement, le tympanal se soude à la lame horizontale du squamosal ; elle constitue un auvent plus ou moins prononcé et incliné vers le bas, au-dessus du méat auditif.

Le canal de Jacobson est, comme chez les Indrinés, séparé du canal carotidien. Ce dernier s'ouvre à mi-pente de la lame pétro-mastoïdienne sur laquelle se moule le tympanal : cette position postéro-externe, par rapport à la région auditive, rapproche ces formes subfossiles des autres LEMURIFORMES.

Du côté ventral, l'espace compris entre l'apophyse post-glénoïde et les condyles occipitaux, au lieu d'être soulevé en une bulle globuleuse comme chez les Lémuriens, constitue de chaque côté une zone déprimée, concave, tapissée par la portion horizontale du tympanal.

La cavité tympanique, malgré son enfoncement dans l'os pétreux, présente une disposition de type lémuriforme bien que le diverticule D_1 n'existe pas, caractère primitif qui se rencontre chez les Plésiadapidés et les Notharctidés ; la cavité est vaste et occupe tout l'espace situé au-dessus du plancher concave visible extérieurement. Un *septum* reliant la cochlée au plancher du conduit auditif limite en arrière un diverticule D_3 où débouche la fenêtre ronde. En avant de la cochlée, le *septum* longitudinal limite du côté interne un vaste sinus D_4 qui se prolonge en avant sous la pointe du rocher. Le sinus épitympanique s'ouvre dans le toit de la caisse du tympan, au-dessus de la fenêtre ovale et se prolonge par un très vaste *recessus* qui s'étend en arrière dans l'antre mastoïdien, occupant entièrement la région pétro-mastoïdienne, comme chez les Indrinés. L'apophyse mastoïde est très saillante.

En avant, la caisse du tympan débouche à l'extérieur par le canal tubaire dont l'orifice, dominé dans les deux genres par une longue apophyse pectinée du tympanal, s'ouvre au voisinage du trou ovale. A l'avant de celui-ci, un petit trou rond s'isole parfois, signe de l'existence d'une artère méningée moyenne d'une certaine importance, qui pénètre dans l'endocrâne par cet orifice, ou à défaut par le trou ovale.

Sur la face endocrânienne, la gouttière du sinus pétrosquameux, issue de la région de l'incisure pariétale, est recouverte par une saillie du pariétal pour constituer un aqueduc de Verga qui se prolonge très loin en avant. Chez les Lémuridés, l'aqueduc est creusé dans le temporal. La tente du cervelet est ossifiée en une crête de coq saillante chez *Palaeopropithecus*.

La *fossa subarcuata* qui constitue chez la plupart des Lémuriens une profonde dépression située en arrière du trou auditif interne, entre les branches des canaux semi-circulaires et qui abrite une apo-

Source : MNHN, Paris

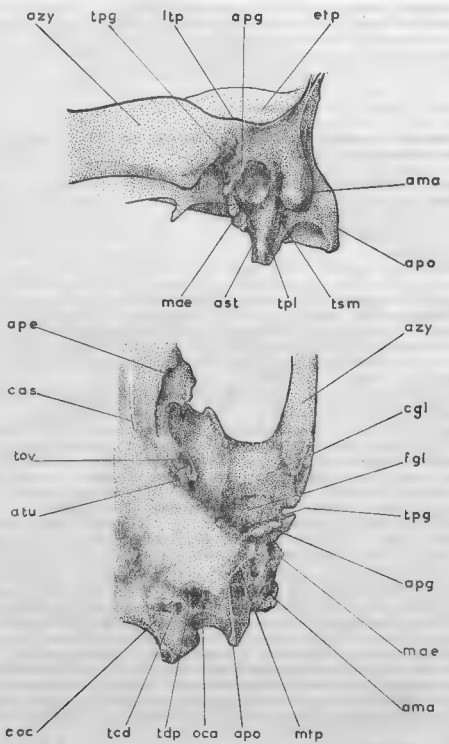


FIG. 64. — *PALAEOPROPITHECUS MAXIMUS* — Tympanal, côté gauche — vues latéro-externe et ventrale. ama : apophyse mastoïde — ape : apophyse ptérygoïde externe — apg : apophyse post-glénoïde — apo : apophyse para-occipitale — ast : apophyse styloïde — atu : apophyse tubaire — azy : apophyse zygomatique — cas : canal alisphénoïde — cgl : cavité glénoïde — coc : condyle occipital — etp : écaille temporale — fgl : fosse glénoïdienne — ltp : *linea temporalis* — mae : méat auditif externe — mtp : muraille tympanique — oca : orifice carotidien — tcd : trou condylien — tdp : trou déchiré postérieur — tov : trou ovale — tpg : trou post-glénoïdien — tpl : tympanal — tem : trou stylo-mastoïdien.

Source : MNHN, Paris

physe du lobe latéral du cervelet, le *paraflocculus*, est absente, comme chez *Megaladapis*, autre Lémurien géant, les Pongidés et l'Homme, en liaison avec la régression de ce diverticule du cervelet.

Le trajet des vaisseaux carotidiens peut se déduire de l'étude des tunnels empruntés par les vaisseaux et les sillons creusés à la surface des os. Le plan en est lémuriforme avec persistance de dispositions primitives.

Le canal carotidien conduit la carotide interne à la cochlée où, au niveau du promontoire, se détache un conduit qui permet à l'artère stapédienne, après avoir émis un petit rameau vers la fenêtre ovale, de pénétrer dans le neurocrâne. L'entocarotide donne naissance, au-dessus de la cochlée, à deux fines ramifications qui creusent un sillon à la surface du *septum* antérieur tandis que le rameau principal emprunte, comme chez les Lémuriens actuels, un tunnel creusé dans l'épaisseur de la cloison. Il débouche près de l'orifice tubaire où les deux petits rameaux longitudinaux semblent s'anastomoser et rejoindre l'orbite par le canal alisphénoïde qui débute par une étroite gouttière creusée à la base de l'apophyse ectoptérygoïde, du côté interne de sa racine. Les vaisseaux prolongeant l'entocarotide dans l'orbite seraient l'équivalent de l'artère stapédienne inférieure des Plésiadapidés.

En conclusion, on trouve sur le temporal des *Archaeoindris* et des *Propithecus* une association de caractères primitifs qui se retrouvent en moins accentués chez les Indridés, et de caractères évolués qui ne se retrouvent généralement pas chez les autres Lémuriens mais constituent des phénomènes de convergence avec les Primates supérieurs, et souvent les plus élevés d'entr'eux (Saban, 1956).

Caractères archaïques :

— absence du diverticule D_1 du sinus hypotympanique ;
— présence du canal alisphénoïde ;
— importance de la veine jugulaire externe (orifice post-glénoïdien volumineux) par rapport à la veine jugulaire interne (trou déchiré postérieur) ;
— importance des artères vertébrales (forte empreinte sur le rebord supérieur des condyles) par rapport à la carotide interne ;
— massivité générale des arcades et apophyses.

Caractères évolués :

— résorption de la bulle auditive dans le temporal ;
— absence d'anneau tympanique libre ;
— étalement du tympanal qui recouvre ventralement tout le rocher ;
— importance de l'apophyse tubaire ;
— importance de l'apophyse mastoïde saillante ;
— absence de *fossa subarcuta*
— amorce de la réduction de l'artère stapédienne ;
— présence d'une artère méningée moyenne volumineuse.

3-3 *Région orbitaire et interorbitaire.*

Traditionnellement décrites comme dirigées vers le haut, les orbites, lorsque le crâne est orienté vestibulairement, sont dirigées vers l'avant, et même légèrement vers le bas comme chez la grande majorité des Mammifères. Ce très faible plongement serait accentué si la rotation du massif facial avait été la même que chez les formes actuelles : ici les orbites ont un axe faisant avec l'horizontale vestibulaire un angle notablement plus grand que chez les Indrisinés (fig. 63).

Les orbites sont relativement rapprochées et petites, à disposition frontale. Ces caractères sont beaucoup plus nettement marqués chez *Palaeopropithecus* où le pourtour orbitaire est bordé par un bourrelet circulaire extrêmement saillant qui s'interrompt en haut au niveau d'une échancrure susorbitaire soulignée par la *crista posterior* qui hérisse le lacrymal, et en bas au niveau de l'orifice lacrymal, situé sur la face interne du rebord orbitaire lui-même. Comme le montre l'examen d'une forme jeune,

Source : MNHN, Paris

la situation presque intraorbitaire de l'orifice lacrymal est lié au développement du bourrelet périorbitaire qui se développe avec l'âge, en avant de l'orifice.

Chez *Archaeoindris*, ce *torus* orbitaire est beaucoup moins saillant, en particulier, au niveau sus-orbitaire où il est intégré dans le bombement du toit du sinus frontal.

Le lacrymal enserre complètement l'orifice lacrymal et s'étend davantage dans l'orbite que sur la face. Cette disposition est différente de celle des Indrinés où l'orifice, en position antérieure, est bordé en arrière par la partie faciale de cet os ; la partie intraorbitaire est très réduite au-delà de la *crista posterior*, seulement marquée par une angulation.

En rapport avec la réduction du diamètre des orbites et leur inclinaison particulière qui entraîne un relèvement du bord inférieur, la face sous-orbitaire du jugal prend une très grande extension, et sa hauteur dépasse le diamètre vertical de l'orbite.

3-4. *Ouverture nasale.*

Par suite du fort développement des incisives médianes, l'ouverture nasale est limitée par deux bourrelets latéraux qui ménagent entre eux une profonde incisure. Dorsalement, l'ouverture est surplombée par deux expansions aliformes séparées par une échancrure dont le fond est occupé par l'extrémité distale des nasaux, tandis que les lobes sont des excroissances des prémaxillaires, comme le montrent les individus jeunes où les soudures ne sont pas synostosées (fig. 65).

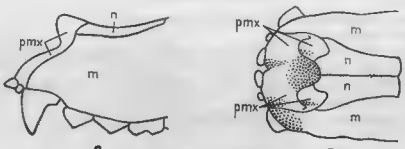


FIG. 65 : *PALAEOPROPITHECUS* — Nasaux.
A = vue latérale gauche, B = vue dorsale, m : maxillaire, n : *nasal*, pmx : *prémaxillaire.*

(d'après STANDING, 1908)

3-5. *Arcade zygomatique.*

Si cette arcade présente des affinités avec les Indrinés actuels, nous avons vu qu'elle s'en éloigne par son orientation, par suite de l'angulation différente du massif facial et neurocrâne.

D'autre part, sa concavité est très différente : chez les Indrinés actuels et surtout chez les représentants subfossiles, l'arcade zygomatique constitue un arc régulièrement convexe, fortement bombé chez *Mesopropithecus*, qui se raccorde au crâne, en avant au niveau M^3-M^2 et en arrière au niveau de l'apophyse post-glénoïde. Chez *Palaeopropithecus* et *Archaeoindris*, les arcades, qui sont également très écartées, sont faiblement bombées et se situent presque dans le même plan que la face externe de la région pétreuse et pétro-mastoïdienne qu'elles débordent peu vers l'extérieur. Du côté dorsal, au-dessus de la région condylienne très élargie, on trouve une vaste gouttière constituée par la portion horizontale du squamosal, entre l'écaille et le rebord supérieur de l'arcade zygomatique qui se prolonge en arrière sans atteindre la crête lambdoïdale.

En avant de cette large gouttière, entre un neurocrâne étroit et particulièrement comprimé au niveau post-orbitaire, et le *zygoma* faiblement convexe, s'étend une très large fosse temporale qui laissait le passage à de forts muscles adducteurs de la mâchoire. On a d'autre part idée de leur puissance en considérant leurs surfaces d'insertion très étendues sur la région goniale de la mandibule.

Source : MNHN, Paris

En avant, le raccord avec le massif facial se fait au niveau d'un brusque coude de l'arcade, au niveau M^1-M^2 pour *Palaeopropithecus*, tandis que le raccord est légèrement plus progressif chez *Archaeoindris*.

En arrière de l'orbite, le rebord inférieur de l'apophyse post-orbitaire du malaire, considérablement élargi, semble descendre beaucoup plus bas que le rebord inférieur de l'orbite. En effet, l'orientation vestibulaire montre que cette disposition apparente est liée à une mauvaise orientation du crâne : en position vestibulaire, l'arcade zygomatique se détache au niveau habituel de l'arc post-orbitaire.

Nous avons déjà signalé que sous l'orbite, la racine du malaire est extraordinairement haute. On retrouve des pommettes presqu'aussi développées que chez les *Mesopropithecus* aux orbites réduites.

En arrière, le biseau du malaire est court et sa pointe reste très éloignée du rebord de l'encoche glénoïde.

3-6. *Robustesse de l'architecture crânienne.*

L'aspect bestial du crâne, souligné par tous les auteurs, résulte en grande partie de la robustesse des arcades zygomatiques, surtout au niveau de leur racine sous-orbitaire, de la forte épaisseur de l'arc post-orbitaire, de l'épaisseur du palais, du développement d'une muraille pétro-tympanale et de l'existence de fortes crêtes temporales et lambdoïdales.

Chez les formes jeunes de *Palaeopropithecus*, les crêtes sont déjà bien visibles dans la région temporale mais sont très éloignées et s'estompent vers l'arrière et vers l'avant où elles se rapprochent. Elles ne se raccordent pas aux arcs post-orbitaires.

Sur des individus plus âgés, elles constituent deux bourrelets subparallèles, avec un léger étranglement en arrière du rétrécissement post-orbitaire et un second au niveau de la pointe du néooccipital, avant de se raccorder aux crêtes lambdoïdales. En avant, les bourrelets s'estompent et se dirigent vers le *torus* sus-orbitaire. La suture pariéto-frontale se prolonge en angle aigu très en arrière par suite de l'extension sagittale du sinus frontal. La suture métopique est visible à ce stade. Le crâne d'*Archaeoindris*, à un stade encore jeune, montre déjà une haute carène médiane qui se raccorde obliquement avec les pariétaux et postérieurement, très progressivement avec les crêtes lambdoïdales, ménageant une importante aire iniale plate. Latéralement, les pariétaux se prolongent, au niveau de la crête temporale, par une apophyse pointue qui dépasse beaucoup vers l'avant la région ptérique et confère à la suture coronale un tracé en W à angles très aigus.

Enfin, sur les individus âgés, les bourrelets s'élèvent et se rapprochent en maintenant souvent les deux isthmes, pour constituer une crête sagittale qui conserve un sillon central. Vers l'avant, les crêtes se raccordent aux bourrelets sus-orbitaires, délimitant chez *Palaeopropithecus* une zone losangique bombée mais légèrement déprimée au centre et étirée vers l'arrière. Postérieurement, l'aire iniale est réduite à un petit triangle.

Les crêtes lambdoïdales sont fortes mais ne surplombent pas l'écaille occipitale plane. Latéralement, elles se raccordent à l'apophyse mastoïde, tubérosité très saillante vers le bas. On aperçoit d'autre part, surtout sur les crânes ayant appartenu à des individus âgés, une bifurcation antérieure qui se raccorde au bord supérieur de l'arcade zygomatique. Enfin, sur la face occipitale, la très forte saillie du *processus* paraoccipital se prolonge vers le haut par un bourrelet qui se raccorde au *torus* sus-occipital et limite, avec la mastoïde, une profonde gouttière où s'inserre le muscle sterno-cleido-mastoïdien.

Le basioccipital porte une forte protubérance qui domine les zones où sont logées les cavités tympaniques.

Le palais est remarquable par son épaisseur et s'étend très loin en arrière, jusqu'au niveau du bord postérieur des dernières molaires. Il est très étroit, par suite de la convergence de la série alvéolaire au niveau de M^3 et se prolonge en arrière jusqu'au rebord épaissi muni de deux fortes épines ventrales.

Chez les jeunes individus, la portion palatine est peu développée et le rebord postérieur du palais s'étend jusqu'au tiers antérieur de M^2 et recule donc au cours de la croissance.

En arrière du palais, les lames ptérygoïdes sont hautes mais très courtes, la lame externe se

Source : MNHN, Paris

terminant ventralement par une forte zone d'insertion musculaire dirigée vers l'arrière. Elle ne se prolonge donc pas jusqu'à la région tympanique comme c'est le cas pour les Indrinés. La fosse ptérygoïde est pratiquement inexistante.

Les condyles occipitaux sont très arrondis et saillants, visibles sur un profil, et dirigés très en arrière, le plan du *foramen magnum* étant presque vertical en orientation vestibulaire. La rotation occipitale, caractéristique des Primates évolués, n'est donc pas ébauchée et le crâne est situé dans le prolongement de la colonne vertébrale. Effectivement, l'atlas a conservé une forte épaisseur et ne manifeste pas de signe d'écrasement comme chez les formes où il supporte verticalement la tête.

3-7. *Aplatissement du neurocrâne.*

Cet aplatissement, perceptible au niveau de l'écaille occipitale qui paraît encore plus large par suite du renflement de l'apophyse mastoïde, se manifeste également par la forme du profil transversal de la boîte encéphalique : la plus grande largeur est située au pied de l'écaille du temporal, au fond de la gouttière temporo-zygomatique. Les écailles temporales, au lieu de diverger vers la région de plus grand diamètre biparié tal, convergent ici vers la racine de la crête sagittale, prolongeant ventralement les pariétaux disposés en toit.

3-8. *Dents.*

Ce sont surtout les dents antérieures qui sont particulières chez *Archaeoindris* et *Palaeopropithecus*.

Au maxillaire supérieur, les incisives sont bien développées, surtout I^1 qui est nettement plus grosse. Ces dents sont cylindriques, proclives, surtout pour les médianes I^1 qui s'avancent nettement au-delà du prosthion en convergeant au niveau de l'extrémité de leur couronne. Elles présentent une surface d'abrasion parallèle au plan palatin.

I^2 est située en arrière de I^1 dont elle est séparée par un diastème de plusieurs millimètres. Postérieurement, un diastème de largeur très variable l'éloigne de la canine.

Cette canine, développée en croc très puissant, présente une section triangulaire, allongée dans le sens antéro-postérieur ; elle est creusée par une profonde cannelure sur la face antéro-linguale.

Le diastème entre la canine et la prémolaire qui lui fait suite est lui aussi variable.

La symphyse mandibulaire, oblique en arrière, se recourbe en avant brusquement vers le haut où elle devient presqu'orthogonale au rebord alvéolaire. Les incisives sont cylindriques et légèrement coudées vers l'avant. Leur face postérieure est usée suivant un long biseau qui prolonge le plan alvéolaire ; celui-ci s'étend en arrière jusqu'au niveau de P_4-M_1 où il domine, dans le plan sagittal, la profonde fosse génienne. L'ensemble donne, en vue occlusale, l'illusion de dents pectinées. En fait, si les incisives médianes sont parallèles et presque jointives, elles ne sont pas comprimées latéralement et sont séparées par un petit diastème des incisives latérales divergentes (fig. 16).

La table d'usure montre une carène longitudinale qu'on retrouve sur la face dorsale des incisives pectiniformes des Indrinés.

Si le peigne typique des Lémuriens n'est pas encore réalisé chez *Archaeoindris* et *Palaeopropithecus*, il en existe déjà une ébauche morphologique fonctionnelle.

Les dents jugales, en plus de leurs plus grandes dimensions et de leurs très grandes affinités avec celles des Indrinés, présentent un certain nombre de caractères primitifs :

Les prémolaires supérieures, P^3 et P^4, parfois séparées de la canine par un diastème, sont moins sécodontes, avec leur *cingulum* très étalé du côté lingual. Les molaires M^1 et M^2 sont quadricuspides avec un hypocone très développé mais dont les dimensions n'atteignent cependant pas celles des cuspides du trigone. Du côté externe, les trois styles sont à peine ébauchés sur le fort *cingulum* buccal. La dernière molaire M^3 est plus petite que chez les formes actuelles, et le niveau de ses trois cuspides, mal différenciées, ne dépasse pas celui des cuspides linguales portées par M^2.

Sur la mandibule, les dents sont beaucoup plus allongées dans le sens mésio-distal. P_3 constitue un large croc surbaissé et P_4 possède une région postérieure élargie, limitée par une arête parasagittale et une deuxième arête aiguë issue du cône principal et qui se dirige obliquement vers l'angle linguo-postérieur.

Source : MNHN, Paris

Les molaires M_1 et M_2 portent cinq cuspides dont un trigonide à trois cuspides bien développées. L'usure fait apparaître deux croissants d'ivoire, à centre déprimé, du côté buccal, au niveau du protoconide et de l'hypoconide. Sur M_3, le paraconide est plus petit, et la dent est, dans l'ensemble, relativement plus petite que chez les formes actuelles.

3-9. *Mandibule.*

Malgré la forme de sa région angulaire, largement étalée, et sa longue symphyse oblique qui s'étend jusqu'au niveau de M^1-M^2, rappelant celle des Indrinés, la mandibule s'en distingue, comme cela a été déjà signalé, par sa forte convexité antérieure et son plan alvéolaire très allongé : l'apophyse coronoïde est beaucoup moins haute que chez les formes d'Indridés actuels.

3-10. *Encéphale.*

Le moulage endocrânien, étudié par Smith (1905) et Piveteau (1950), a donné lieu à deux interprétations très différentes quant au niveau d'évolution de l'encéphale. Le premier distingue, dans la région fronto-pariétale, l'empreinte d'un sillon arqué qui se moule sur un sillon médian oblique et l'interprète comme la *suprasylvia* qui contourne la *pseudosylvia*, comme chez les Mammifères non-Primates.

En avant, le court sillon fronto-orbitaire, assimilé à la *praesylvia*, complète la délimitation du territoire central dont l'operculisation ne serait donc que peu ou pas commencée. On retrouverait une disposition très primitive avec *neopallium* peu développé, semblable à celle existant chez *Daubentonia*, Lémurien encore représenté de nos jours. Cette interprétation n'est pas admise par Piveteau pour qui l'operculisation correspondrait, pour *Palaeopropithecus*, au mode normal des LÉMURIFORMES actuels.

Les scissures rhinales sont peu visibles mais on retrouve, dans la même situation que chez les Indrinés, le sillon latéral, le sillon fronto-orbitaire, et plus en avant, le sillon coronal (fig. 66).

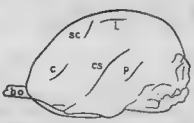


FIG. 66. — *PALAEOPROPITHECUS* : vue latérale gauche du moulage endocrânien.
(d'après PIVETEAU, 1950)

bo : bulbe olfactif, c : coronal *(sulcus rectus)*, cs : complexe sylvien, L : latéral (intrapariétal), p : parallèle, sc : *sulcus centralis*.

L'ensemble de l'encéphale est volumineux en valeur absolue : il a été estimé à 104 grammes, alors que pour *Indri* et *Daubentonia*, qui possèdent les encéphales les plus volumineux parmi les formes actuelles, il n'atteint respectivement que 38 et 45 grammes.

Les bulbes olfactifs sont très allongés et grêles, comprimés par le sinus frontal qui ménage un étroit passage jusqu'au crible. Le lobe frontal est très réduit et confirme ainsi notre hypothèse sur le basculement du massif facial sous la poussée encéphalique, chez les formes davantage cérébralisées.

En arrière, l'empreinte du profond sinus latéral limite vers l'avant la partie du cervelet visible dorsalement, largement étendue par suite du faible recouvrement du lobe occipital vers l'arrière. L'absence de *fosse subarcuata* sur l'endoface du temporal laisse supposer qu'il n'y a pas de *paraflocculus*.

4. — *Archaeoindris* STANDING, 1908.

Ce genre, créé à partir de deux fragments de mandibules provenant du gisement d'Ampasambazimba dans l'Itasy, sur les Hauts-Plateaux, n'est connu d'autre part, que par un crâne et une mandi-

Source : MNHN, Paris

bule en excellent état découvert par Lamberton en 1924 dans le même gisement, ainsi que quelques os des membres d'attribution incertaine. Le genre est monospécifique : *A. fontoynonti* STANDING, 1908.

4-1. *Crâne.*

Nettement plus grand (longueur maximale 260 mm) que celui de *Palaeopropithecus* (longueur maximale 225 mm), le crâne d'*Archaeoindris* paraît beaucoup plus massif. Cette impression résulte surtout du bombement de la région interorbitaire qui domine le niveau du rebord orbitaire.

Ce bombement se prolonge jusqu'aux nasaux dont la partie proximale est relevée, ce qui confère à l'ensemble du museau une hauteur beaucoup plus grande. D'autre part, celui-ci est élargi à sa base, en avant du raccord de l'apophyse zygomatique, ce qui contribue encore à épaissir le massif facial.

Les orbites, quadrangulaires, à contour arrondi, sont plus rapprochées, nettement plus grandes que chez *Palaeopropithecus* et ont un axe vertical moins oblique par rapport au plan alvéolaire, comme les orbites des genres actuels auxquels elles ressemblent beaucoup plus par suite de l'absence du *torus* si caractéristique des Palaeopropithèques. On retrouve cependant, encore plus développée que dans le genre voisin, une face sous-orbitaire du jugal dont la hauteur excède très largement le diamètre orbitaire. Au niveau du rebord orbitaire inférieur, le malaire se prolonge par une lame perpendiculaire à la pommette qui constitue une ébauche de plancher oculaire, cette fonction n'étant plus remplie par le maxillaire situé en position beaucoup plus ventrale. L'arcade zygomatique est caractérisée par une robustesse jamais atteinte chez aucun autre Lémurien : dépassant 4 cm de hauteur, son épaisseur est toujours supérieure à 1 cm et elle n'est pas excavée sur sa face interne.

Les prémaxillaires sont moins relevés à l'extrémité des nasaux.

Dans la région occipitale, l'écaille est pratiquement plate : elle n'est pas surplombée par les crêtes lambdoïdales cependant bien développées, et ne porte ni arête médiane ni prolongements des *processus* paraoccipitaux cependant saillants. Les condyles occipitaux sont moins proéminents et davantage dirigés vers le bas, de même que le *foramen magnum*. La suspension du crâne se fait suivant un type différent, en fonction d'un mode de locomotion certainement autre que celui de *Palaeopropithecus*.

Le conduit auditif externe s'enfonce très obliquement vers le haut, sous le recouvrement du squamosal.

Les dents ressemblent beaucoup à celles des *Palaeopropithecus* et des Indrinés mais avec des caractères plus primitifs.

Les incisives inférieures sont toutes divergentes, y compris les incisives médianes.

Il existe derrière la canine un très long diastème, environ égal à la moitié de la longueur de la première prémolaire P^3. Sur la mandibule, on trouve entre P_3 caniniforme et P_4 un intervalle faisant face au précédent en position d'occlusion. Cette barre correspond à la position des P^3/P_3 ici absentes.

Les dents jugales sont alignées de telle sorte que leur angle antérieur déborde du côté buccal le rebord extérieur de la dent précédente.

Sur les prémolaires supérieures, le *cingulum* postérieur ne porte pas de cuspide comme chez les Palaeopropithèques.

Sur M^1 et M^2, l'hypocone est beaucoup moins développé que le protocone et *Archaeoindris*, *Palaeopropithecus* et *Indri* constituent des stades progressifs d'acquisition des molaires quadrituberculées. La dernière molaire est relativement la plus petite du groupe.

L'apophyse de la branche montante de la mandibule est particulièrement basse puisqu'elle ne dépasse guère le niveau du condyle.

4-2. *Membres.*

Si on ne tient pas compte des ossements appartenant à *Megaladapis grandidieri*, de taille comparable, ceux que l'on peut attribuer avec certitude à *Archaeoindris* sont rares : deux humerus, peut-être un cubitus, un tibia et un péroné. Enfin, le très grand fémur attribué à un *Lemuridotherium* STANDING, 1909 énigmatique dont on ne connaît aucun autre ossement, appartiendrait à *Archaeoindris*. La reconnaissance des éléments du squelette post-céphalique de ce dernier est en effet grandement compliquée par le fait que les ossements considérés comme lui appartenant, tout en étant légèrement plus allongés

Source : MNHN, Paris

et plus robustes que ceux du grand *Megaladapis* récoltés dans le même gisement, montrent une morphologie très semblable, résultant d'un mode de locomotion voisin, qui rappelle, en plus lent, celui des Indridés actuels (WALKER, 1967).

4-3. *Mode de vie.*

Les nasaux relevés et l'absence de bulles tympaniques ont fait assimiler le mode de vie des Archaeoindris à celui des Palaeopropithèques et ont conduit certains auteurs à défendre un mode de vie aquatique plongeur pour ces animaux. Pas plus que pour ces derniers, les adaptations biologiques du premier n'impliquent un tel mode de vie mais suggèrent plutôt un mode de vie arboricole.

5. — *Palaeopropithecus* GRANDIDIER, 1899.

Le genre, basé sur un fragment de mandibule portant trois dents jugales, découvert par G. Grandidier (1899), sur la côte Sud-Ouest, est trouvé presque simultanément par Standing (1903) qui extrait du célèbre gisement d'Ampasambazimba plus d'une douzaine de crânes en bon état.

Les documents ont été considérablement augmentés par les recherches de Lamberton, tant sur les Hauts-Plateaux (Ampasambazimba, Betafo) que dans les régions basses du Sud-Ouest (Tsirave, Ampoza) et du Sud (Behavoha, Anavoha).

Les études comparées des gisements font apparaître, malgré la grande variabilité des documents, l'existence de deux espèces, *P. robustus* sur les Hauts-Plateaux, de plus grande taille et *P. ingens* dans les régions du Sud-Ouest et du Sud.

5.1 *Crâne.*

Les caractères différentiels des Archaeoindris et des Palaeopropithèques ont déjà été indiqués. Rappelons que la construction générale de ce dernier est beaucoup moins robuste et que le museau paraît plus fin car il est moins élargi au niveau des racines des arcades zygomatiques. La hauteur est moindre par suite de l'extension plus faible du sinus frontal vers l'extérieur : la région interorbitaire, modérément bombée, est en dépression entre les rebords orbitaires extrêmement saillants qui constituent un *torus* périorbitaire presque complet et très en relief. Les orbites sont petites, ovalaires, ce qui les fait paraître dirigées vers le haut. Les nasaux sont prolongés par une expansion très développée des prémaxillaires. L'apophyse zygomatique, moins épaisse dans sa région sous-orbitaire, se prolonge par une branche temporale moins haute, qui, si elle est épaisse sur son bord inférieur, est profondément excavée du côté interne, ce qui affine son bord supérieur. La face occipitale porte une profonde rainure digastrique et une crête sagittale aiguë. Les condyles, en orientation vestibulaire, sont orientés vers l'arrière. Sur les mâchoires, le diastème, au niveau de P^2/P_3, est très réduit, voire même complètement comblé tandis que les bords extérieurs des dents jugales supérieures sont alignés et ne chevauchent plus. Les prémolaires P^3 et P^4 portent un hypocone et sur les molaires M^1 et M^2, cette cuspide est presque aussi développée que le protocone. M^3 est relativement réduite.

Le peigne dentaire est mieux ébauché, les incisives internes I_1 étant parallèles et presque contiguës, les incisives latérales I_2 conservant leur divergence.

5-2. *Membres.*

Indépendamment des interprétations biologiques qui ont été avancées, une longue controverse s'est établie dans l'attribution des membres de *Archaeoindris* et surtout de *Palaeopropithecus*. Aux attributions prématurées de Grandidier (1901) et de Standing (1904), aux associations quelquefois fantaisistes, bien que maintenues de Sera (1935, 1938, 1950) s'opposent les travaux sur la locomotion de Carleton (1936), Lamberton (1945) et Walker (1967).

Toutes les difficultés proviennent des conditions de récolte : il n'a jamais été découvert d'os de membres de Palaeopropithèque en connexion avec le squelette axial et le crâne. Les attributions sont faites surtout en fonction de considérations de taille. Or les gisements des Hauts-Plateaux, comme

Source : MNHN, Paris

ceux du Sud-Ouest et du Sud, contiennent des restes de *Megaladapis* géants, dont les grandes variations morphologiques compliquent encore la situation. Or, les premiers chercheurs avaient été frappés par l'existence d'ossements dont les caractéristiques évoquaient de très près les os longs homologues de certains Edentés, les Bradypodidés, représentés par les Paresseux brachiateurs d'Amérique du Sud. C'est pourquoi les ossements furent attribués à un Edenté géant subfossile dénommé *Bradytherium* Grandidier, 1901, dont on rechercha activement le crâne. D'autre part, les rares membres attribués à *Palaeopropithecus* se sont révélés appartenir à d'autres animaux, généralement à *Megaladapis*. Ce n'est qu'à partir des travaux de Carleton que s'est imposée l'idée suivant laquelle les os de *Bradytherium* constitueraient, selon toute vraisemblance, le squelette zonal de *Palaeopropithecus*.

Le squelette des membres présente des particularités, uniques parmi les Lémuriens, qui se rencontrent tantôt chez les Edentés, tantôt chez les Pongidés (*Hylobates*, *Pan*), tous brachiateurs.

Le rapport intermembral est très remarquable par sa valeur élevée, la plus forte chez les Lémuriens (tab. 29) :

Tableau 29 : *Palaeopropithecus* : Indice intermembral (II) — Comparaison avec II des autres Lémuriens arboricoles et des brachiateurs non-Lémuriens (d'après Carleton, 1936).

		Indice intermembral
Lémuriens	*Nycticebus*	92
	Indri	62
	Palaeopropithecus	146
Pongidés	*Hylobates*	132
	Pan	137
Edentés	*Bradypus*	171

L'humérus est très allongé : l'indice brachial est le plus faible de tous les Lémuriens, l'humérus contribuant aussi à l'allongement du membre antérieur. La tête articulaire est plus sphérique que chez les autres Lémuriens et domine nettement les deux tubérosités, étant séparée de la plus élevée par une ébauche de col : cette disposition confère une mobilité extrême au bras par rapport à l'épaule. Distalement, la fosse olécrânienne est très profonde.

Sur le cubitus, l'olécrâne est très peu élevé et permet une extension complète de l'avant-bras.

Le radius et l'ulna sont caractérisés par leur très grande mobilité réciproque autorisant des mouvements étendus de supination et de pronation : la facette articulaire proximale du radius est bordée par un cartilage articulaire cylindrique qui s'appuie sur une fossette concave de l'ulna.

Distalement le radius comporte une dépression où vient se loger une facette articulaire bien développée du cubitus. Les deux os, convexes et grêles, rappellent par tous leurs caractères, les os homologues des *Loris* et *Bradypus*.

Le carpe n'a pas été retrouvé mais le métacarpe, connu par quelques ossements, présente la particularité unique chez les Lémuriens de ne pas être terminé par une facette articulaire convexe, mais par une trochlée en poulie qui s'articule avec la facette proximale de la phalange munie d'une saillie médiane : cette disposition se trouve répétée entre les phalanges et limite les mouvements latéraux des doigts. Ce système se retrouve au niveau des pieds et des mains des Bradypodidés chez qui, cependant, les métacarpiens et les phalanges sont très courts et les phalanges distales munies d'ongles très allongés en crochets puissants. Au contraire, chez *Palaeopropithecus*, les phalanges et les métacarpiens sont très allongés et fortement incurvés vers le centre de la main comme chez les Hylobates et les Chimpanzés. L'étude des insertions musculaires et les faces articulaires interdigitales semble

Source : MNHN, Paris

indiquer que le pouce, mal connu, devait s'opposer aux autres doigts contigus constituant un impressionnant crochet. La main, très étroite, devait atteindre environ 30 cm de long.

Le membre antérieur apparaît comme l'adaptation la plus parfaite connue à l'arboricolisme et au déplacement par brachiation.

Le bassin possède également des caractéristiques inhabituelles chez un Lémurien : la crête iliaque ne dépasse pas le niveau de l'articulation lombosacrée et la très grande largeur du bassin, qui évoque les Anthropoïdes et l'Homme, implique une station érigée.

Le fémur est remarquable par sa surface condylaire située dans l'axe de la diaphyse, très au-dessus du grand trochanter. Ce caractère se rencontre également chez *Bradypus*. Par contre, le fémur de *Palaeopropithecus* présente une singularité unique : sa face antérieure est plate ou légèrement concave et sa face postérieure fortement convexe : le fémur est donc concave vers l'avant, disposition jamais représentée chez les Lémuriens ni les Pongidés ni les Bradypodidés et qui correspond vraisemblablement à une prédominance des extenseurs sur les fléchisseurs. La forme de la diaphyse, très particulière elle aussi, rappelle celle des *Megaladapis* : l'os présente sa largeur minimale en dessous du troisième trochanter, au niveau d'un rétrécissement transversal, puis augmente progressivement de largeur jusqu'au niveau des condyles distaux, très élargis dans un plan transversal.

Le tibia, par sa longueur, constitue une nouvelle exception par rapport à tous les arboricoles connus : il est ici plus long que le fémur. La diaphyse est tout aussi surprenante ; chez les Lémuriens, elle est d'autant plus aplatie transversalement que l'animal présente des aptitudes au saut, et au contraire subcirculaire chez les formes à mouvement lents ; or chez *Palaeopropithecus*, l'aplatissement est antéro-postérieur comme pour le fémur, ce qui, selon les auteurs, ne le prédispose pas au saut.

L'épiphyse distale constitue à nouveau une surprise : l'apophyse malléolaire est peu développée, démunie d'apophyse styloïde et ne descend pas au niveau de l'articulation entre le tibia et l'astragale : la facette articulaire du premier, au lieu de présenter une carène s'encastrant dans la concavité médiane de l'astragale en poulie, réalise une cupule faiblement déprimée. Le péroné possède lui aussi des dispositions analogues, avec une apophyse styloïde réduite et réalise, avec le tibia, une surface d'articulation avec l'astragale concave et hémisphérique. Ce mode d'articulation permet une extrême mobilité du pied par rapport à la jambe, les mouvements de rotation et d'abduction devant présenter une amplitude très supérieure à la normale.

Les os du tarse sont inconnus et les métatarsiens semblent indiquer des adaptations semblables à celles des mains, les os étant cependant plus gros et plus courts.

La grande robustesse des membres inférieurs, alliés à leur grande mobilité indique que ce grand Lémurien, le plus brachiateur de tous les temps, était en même temps un grimpeur, à la manière d'un Orang (*Pongo*).

5-3. *Mode de vie.*

La relative petite taille des orbites et leur position frontale suggèrent un mode de vie diurne (fig. 67).

C'est à propos du mode de locomotion et du milieu biologique que divergent les avis. L'étude des membres mène à la conclusion que *Palaeopropithecus* était un arboricole hyperspécialisé. Or, les arboricoles sont très rarement de bons nageurs. Cependant lors de la découverte des premiers crânes complets, l'opinion prévalu qu'il s'agissait d'animaux aquatiques (Standing, 1908), thèse qui a ensuite été fougueusement reprise et défendue par Sera (1945, 1938, 1950). Lamberton (1945 puis surtout 1959) a fait justice de cette hypothèse, et nous-même (Mahé, 1967), par la méthode d'orientation vestibulaire, avons confirmé ce dernier point de vue en montrant que la position d'équilibre du crâne dans l'espace est voisine de celle des animaux terrestres.

Rappelons brièvement les arguments de Sera, partisan d'un mode de vie amphibie, voire aquatique.

— l'alignement des orifices nasaux, orbitaires et auditifs, ainsi que l'aplatissement général du crâne ;

— la présence des expansions aliformes au-dessus de l'ouverture des fosses nasales ; ces excroissances serviraient d'insertion à une courte trompe utilisée comme tube respiratoire en plongée ;

Source : MNHN, Paris

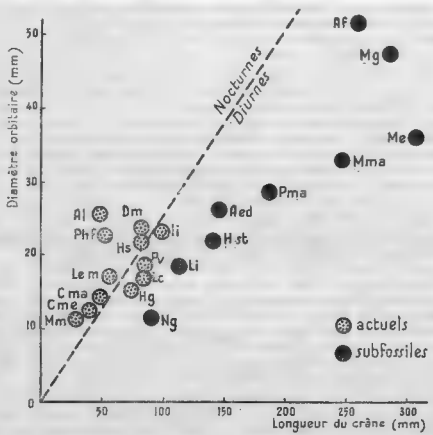


FIG. 67. — LÉMURIENS — Séparation des formes diurnes et nocturnes d'après le diamètre relatif des orbites. Aed : *Archaeolemur edwardsi*, AF : *Archaeoindris fontoynonti*, Al : *Avahi laniger*, Cma : *Cheirogaleus major*, Cme : *Cheirogaleus medius*, Dm : *Daubentonia madagascariensis*, Hg : *Hapalemur griseus*, Hs : *Hapalemur simus*, Hst : *Hadropithecus stenognathus*, Ii : *Indri indri*, Lc : *Lemur catta*, Li : *Lemur insignis*, Lem : *Lepilemur mustelinus*, Me : *Megaladapis edwardsi*, Mg : *Megaladapis grandidieri*, Mma : *Megaladapis madagascariensis*, Mm : *Microcebus murinus*, Ng : *Neopropithecus globiceps*, Pma : *Palaeopropithecus maximus*, Pv : *Propithecus verreauxi*, Phf : *Phaner furcifer*. (in WALKER, 1967).

— la position très postérieure des condyles occipitaux permet l'hyperextension de la tête, en plongée,

— la réduction de la bulle auditive au niveau de laquelle on trouve, sur la face centrale du crâne, une fosse « thyréohyaloïdienne » qui sert au logement des cornes de l'hyoïde dans la position d'hyperextension de la tête et permet l'occlusion des voies respiratoires en plongée,

— le doigt V, aux métacarpien et phalanges plus fortes, destiné à l'ancrage au fond des marais,

— le fémur aplati et court, indiquant des aptitudes à la nage,

— etc...

En fait, les conclusions de Sera sont basées, en ce qui concerne le squelette zonal, sur des convenances personnelles ou des attributions provisoires qui se sont révélées fausses par la suite comme l'a démontré Lamberton. En plus de trente années de fouilles, celui-ci a mis au jour des quantités considérables d'ossements et en a retiré une expérience irremplaçable quant au rapprochement entre squelette céphalique et squelette des membres. Rappelons que le grand os du carpe que Sera rapporte en 1935 à *Palaeopropithecus* appartient à un Crocodile, l'humérus et le fémur à *Megaladapis*, le tibia à *Archaeolemur*.

C'est cependant à partir de cet assemblage que Sera définit le mode de grimper qu'il dénomme « coarctation » qui présente les caractéristiques du grimpeur au mât de cocagne, avec déplacement

Source : MNHN, Paris

simultané des deux membres antérieurs en alternance avec les membres postérieurs. Ce type de déplacement n'est représenté chez aucun Mammifère actuel chez qui ce sont les deux membres du même côté qui se déplacent simultanément.

De plus, certaines dispositions sont présentées comme vocation à la vie aquatique alors que ces mêmes caractères se retrouvent chez des formes typiquement terrestres (absence de bulle chez les Pongidés et l'Homme, aplatissement du crâne et orientation des condyles chez les Herbivores...).

Dans ses derniers travaux, Sera étend sa vision biologique à la phylogénie des Primates qui, selon lui, étaient, à l'origine, doués simultanément de la coarctation et la possibilité de nager et de se cacher au fond des eaux.

Il semble que cette construction, qui n'a trouvé aucune confirmation paléontologique, ne soit pas encore en mesure de réfuter les conceptions classiques sur la différenciation des Primates.

5-4. *Spéciation.*

Les formes récoltées sur les Hauts-Plateaux et celles recueillies dans le Nord-Ouest (Majunga), le Sud-Ouest et le Sud diffèrent par la taille des crânes et des os des membres. Malgré une grande amplitude de variation qui pourrait faire penser à de simples races géographiques, il semble bien qu'on soit en présence de deux espèces distinctes : *P. ingens* Grandidier, 1899, de taille moindre et construit plus légèrement, représenté sur les basses terres du Nord-Ouest au Sud, et *P. maximus* (Standing), 1903, plus grand et plus robuste, recueilli dans les gisements du centre.

En plus de la taille, la disposition des dents diffère dans les deux espèces.

Chez *P. ingens*, il n'existe pas de diastème entre l'incisive latérale et la canine, la première se trouvant logée dans la profonde cannelure antéro-interne de la seconde ; ainsi, en *norma lateralis*, la canine masque complètement l'incisive latérale qu'elle déborde même légèrement vers l'avant. De même, le diastème entre la canine et la première prémolaire P^3 a disparu. Sur la mandibule, I_2, P_2 et P_4 sont presque contiguës.

Chez *P. maximus*, I^2 est plus éloignée de C que I^1 et un très bref diastème sépare C de P^3. Sur la mandibule, I_2 et P_2, et surtout P_2 et P_4 sont séparés par un intervalle de plusieurs millimètres. La disposition réalisée chez les formes des Hauts-Plateaux, où l'intervalle qui devrait être occupé par P^2/P_2 est incomplètement comblé, indique une disposition moins évoluée que chez *P. ingens*.

6. — *Conclusion.*

Les *Archaeoindris* et les *Palaeopropithecus* apparaissent comme des LEMURIFORMES à affinités d'Indridés (dentition, articulation temporo-maxillaire...) mais présentent en commun des caractères primitifs (robustesse de l'architecture crânienne, développement moindre de l'hypocone des molaires supérieures, peigne dentaire à peine ébauché, aplatissement du neurocrâne et développement d'un vaste sinus frontal...), à côté de caractères évolués qui évoquent les Primates supérieurs (enfoncement de la cavité tympanique dans l'os pétreux, développement du tympanal...).

C'est pourquoi, nous proposons de réunir ces Indridés géants dans la sous-famille des Palaeopropithécinés qui auraient des ancêtres dans la lignée ayant progressivement donné naissance aux Indrinés subfossiles, puis actuels.

Des deux genres, *Archaeoindris* est le plus proche de la souche ancestrale primitive, comme l'attestent particulièrement sa dentition (hypocone réduit, dents du peigne dentaire toutes divergentes) et son mode de locomotion (arboricole, grimpeur et sauteur).

Palaeopropithecus constitue une tentative évolutive unique chez les Lémuriens par son adaptation à la brachiation qui n'a jamais été poussée aussi loin chez aucun animal (allongement des membres antérieurs et différenciation des mains en crochets, rotation des plans orbitaires vers le haut...).

C'est pourquoi nous proposons le chronodendrogramme représenté par la figure 68 pour résumer les filiations des Indrinés et des Palaeopropithécinés. Aucun repère chronologique antéquaternaire ne permet de jalonner ce schéma.

Source : MNHN, Paris

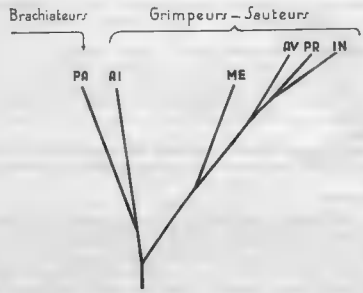


FIG. 68. — INDRIDÉS — arbre phylétique.
AI : *Archaeoindris*, AV : *Lichanotus*, IN : *Indri*
ME : *Mesopropithecus*. PA : *Palaeopropithecus*, PR : *Propithecus*

b. 4 — *Archaeolemur* (FILHOL, 1895) *et Hadropithecus* (LORENZ, 1899)

Dès leur découverte quasi simultanée à la fin du siècle dernier en des gisements éloignés les uns des autres, le groupe représenté par ces deux genres a été l'objet de confusion et actuellement leur position taxonomique est encore mal définie.

Le terme générique *Archaeolemur* a été créé à partir de quelques os de membres récoltés à Belo (côte Sud-Ouest) et décrits par Filhol (1895) sous le nom de *A. majori*. Une mandibule d'un gisement voisin a été rangée par le même auteur sous le nom *Lophiolemur*. Peu après, Forsyth-Major (1896) a décrit une portion faciale et une mandibule recueillie à Antsirabe (Hauts-Plateaux), sous le nom de *Nesopropithecus roberti*, représentant d'un nouveau groupe d'Anthropoïdes, les Nésopropithécinés, intermédiaires entre les Cébidés sud-américains et les Cercopitécidés africains. Puis en 1897, le même auteur décrit un crâne incomplet dénommé *Globilemur flacourti* récolté dans le Sud-Ouest.

Une mandibule et un fragment de maxillaire supérieur, ainsi que des os des membres provenant de Belo sont étudiés par G. Grandidier (1900) qui les baptise *Bradylemur robustus*.

Enfin, Lorenz von Liburnau (1900) crée le terme de *Protoindris globiceps* pour un crâne trouvé dans la grotte d'Andrahomana, près de Fort-Dauphin, déjà décrit par Forsyth-Major (1899) sous le nom de *Nesopithecus australis*. Cette nouvelle espèce lui fait reconnaître que *Globilemur* n'est gn fait qu'une espèce de *Nesopithecus* et dès l'année suivante (1900), des récoltes nouvelles lui permettent de rendre compte que ces formes sont des Lémuriens et que *Nesopropithecus*, *Lophiolemur* et *Archaeolemur* ne constituent qu'un genre unique qui doit porter ce dernier nom, en accord avec le principe d'antériorité.

Pour *Hadropithecus stenognatus*, créé par Lorenz von Liburnau en 1899, à partir d'une mandibule d'un jeune individu, récoltée dans la grotte d'Andrahomana qui lui fournira ensuite un crâne en très bon état et quelques os des membres, le même auteur a également créé le nom de *Pithecodon sikorae* LORENZ, 1900, tombé en synonymie.

Si les termes génériques *Archaeolemur* et *Hadropithecus* sont maintenant bien établis, encore que Carleton ait tenté de réssusciter le nom de *Bradylemur* pour des os paraissant légèrement plus, robustes la position taxonomique de ces deux genres par rapport aux Lémuridés et aux Indridés actuels est très discutée, même de nos jours.

Source : MNHN, Paris

Pour Standing (1908), Gregory (1915), Hill (1963), les deux genres constituent la sous-famille des Archaeolémurinés, à placer à côté des Indrinés dans la famille des Indridés.

Pour Simpson (1945), Genet-Varcin (1963), sous l'influence d'Abel (1931), les deux genres constituent deux sous-familles distinctes, les Archaeolémurinés et les Hadropithécinés, appartenant aux Lémuridés.

Enfin, pour Forsyth-Major (1900), Lamberton (1934) et Piveteau (1950), les deux genres constituent une famille distincte, les Archaeolémuridés.

L'étude systématique des caractères habituellement associés à ces divers groupes doit permettre de situer les deux genres par rapport aux autres Lémuriens.

1. — *Caractères de Lémuriens-lémuriformes.*

Lorsque Forsyth-Major (1896) a classé son *Nesopropithecus* dans un groupe d'Anthropoïdes, il ne disposait que d'une mâchoire supérieure complète, avec les rebords orbitaires inférieurs, et d'une demi-mandibule. La détermination était donc basée presqu'exclusivement sur les dents. Trompé par la morphologie de celles-ci, il pensait pouvoir assurer, malgré l'état incomplet du massif facial, que l'orbite était complètement séparé de la fosse temporale.

Ses découvertes ultérieures l'ont détrompé car cette cloison, si elle est mieux ébauchée que chez tout autre Lémurien, est cependant loin d'être complète.

L'existence de bulles tympaniques extrêmement saillantes, qui englobent un anneau tympanique presque complètement libre, confirme sans aucun doute l'appartenance des deux genres aux Lémuriens, et plus particulièrement aux LÉMURIFORMES. Les circulations artérielles et veineuses céphaliques sont également du type lémuriforme.

Il en est de même des fosses nasales où les cornets ont la disposition caractéristique de ce groupe.

Enfin, à la mandibule, les incisives, plantées obliquement et dirigées vers l'avant, parallèles et juxtaposées, constituent un peigne dentaire qui n'a cependant pas atteint le degré d'évolution qu'on rencontre chez les Lémuridés et Indridés actuels. En arrière du peigne, et s'encastrant en occlusion derrière la canine supérieure, on trouve une prémolaire caniniforme.

Au niveau des membres, malgré des adaptations particulières, on reconnait généralement, par de nombreux détails, l'origine lémurienne de ces grands subfossiles, par exemple par l'existence d'un troisième trochanter au fémur.

Il ne subsiste par conséquent aucune ambiguïté sur l'appartenance des *Archaeolemur* et *Hadropithecus* aux Lémuriens LÉMURIFORMES.

2. — *Affinités avec les Lémuridés.*

L'argument essentiel pour classer ces genres parmi les Lémuridés réside dans la persistance de trois prémolaires à chaque demi-mâchoire.

Au niveau des membres, certains détails rappellent davantage les Lémuridés que les Indridés : par exemple, pour l'humérus, la présence et la direction du *foramen* sus-épitrochléen, la direction perpendiculaire à la diaphyse de l'axe articulaire de l'apophyse distale, la présence d'une fossette sus-trochléaire bien marquée et qui prolonge la lèvre externe de la trochlée... Ces caractères rappellent plus particulièrement les Pachylémurs. S'agissant des os des membres, particulièrement soumis au mode de locomotion, ces ressemblances, lorsqu'elles ne sont pas liées à la conservation de caractères primitifs disparus chez les Indridés actuels, peuvent être considérées comme des convergences en liaison avec le mode de vie. Cela est d'autant plus probable, qu'à côté de caractères de type Lémuridés, de nombreuses dispositions évoquent les Cercopithécinés quadrupèdes comme les *Papio*.

Quant à la persistance des prémolaires P_2 et P_3, elle se retrouve dans l'archétype du groupe.

Les *Archaeolemur* et *Hadropithecus* ne présentent en commun avec les Lémuridés que des caractères non spécialisés, ou en liaison avec un mode de locomotion semblable.

Source : MNHN, Paris

3. — *Affinités avec les Indrinés actuels et subfossiles.*

Par de nombreux caractères, les *Archaeolemur* et les *Hadropithecus* rappellent les grands Indrinés actuels, en particulier *Propithecus*, et surtout les formes subfossiles, *Mesopropithecus*.

3-1. *Sphérisation du neurocrâne.*

On retrouve un crâne court où le neurocrâne occupe une partie beaucoup plus grande que chez les Lémuridés. Plus bombée, la voûte est constituée, en arrière des pariétaux, par un supra-occipital relativement très étendu. Sous le *torus* occipital, l'écaille est très élargie, comme chez les formes subfossiles d'Indrinés.

3-2. *Raccourcissement de la face.*

Bien que le nombre de dents soit le même que chez les Lémuridés, la face s'avance beaucoup moins au-delà du niveau des orbites que chez ceux-ci et rappelle beaucoup plus le massif facial des Indridés. Les nasaux sont très courts et l'angle facial très ouvert, d'autant plus qu'un vaste sinus frontal soulève la région interorbitaire comme chez les *Propithecus* et les *Mesopropithecus*, déterminant un losange bien limité en arrière chez les individus âgés.

3-3. *Temporal.*

Par ses bulles saillantes et sa région pétro-mastoïdienne peu renflée, son anneau tympanique libre sur presque toute sa longueur, et très éloigné, dans sa région ventrale, du rebord de la bulle, son *tegmen tympani* ossifié..., le temporal rappelle de très près, en plus robuste et plus volumineux, le même os chez Propithèque et Mésopropithèque. L'apophyse post-glénoïde constitue une lame, perpendiculaire au plan sagittal, et qui s'appuie sur la bulle. La position des orifices est la même, en particulier pour l'orifice carotidien, avec un orifice de Jacobson distinct, le trou déchiré postérieur et le trou ovale en avant.

Le *foramen* post-glénoïdien, énorme, est subdivisé (cf. *Propithecus*) ou non (cf. *Indri*) et le canal post-glénoïdien envoie une ou plusieurs petites dérivations qui débouchent dans la fosse glénoïde.

Les cavités internes, *recessus* épitympanique et hypotympanique sont construites suivant le même plan.

La circulation carotidienne et jugulaire est distribuée de la même manière que chez les Indridés.

Il est tout à fait remarquable que l'os temporal, dans sa complexité extrême, ait conservé, dans la plupart des détails de sa morphologie et de son anatomie, les structures rencontrées chez les Indrinés, malgré les grandes transformations que subit le reste du corps, en particulier la dentition, le squelette zonal et le cerveau.

3-4. *Orbites.*

Les orbites sont situées en position frontale (angle des plans orbitaires $111° < APO < 129°$). La structure de la muraille interne où s'affrontent le frontal et le maxillaire suivant une longue suture, montre une disposition primitive, présente également chez les Indrinés où le palatin ne se prolonge pas très loin en direction du lacrymal, contrairement à la disposition réalisée chez les Lémuridés classiques.

Le lacrymal est un os de petite taille ; peu étendu du côté intraorbitaire, il l'est davantage du côté facial mais la suture lacrymo-maxillaire s'oblitère très tôt. C'est le maxillaire qui borde vers l'avant l'orifice lacrymal. Tous ces détails se retrouvent chez les Indrinés.

3-5. *Arcades zygomatiques.*

Les arcades zygomatiques des Indrinés actuels sont nettement plus fortes que chez les Lémuridés et cette tendance est encore beaucoup plus marquée chez les formes subfossiles. Chez *Archaeolemur*

Source : MNHN, Paris

et surtout *Hadropithecus*, l'arcade est haute et épaisse, et fortement bombée vers l'extérieur comme chez les *Mesopropithecus*. Sous l'orbite, la racine est très haute et constitue une pommette comme chez ce dernier genre.

En arrière, une profonde encoche glénoïdienne fait communiquer la fosse du même nom avec l'extérieur. Le rebord supérieur de l'arcade, au niveau de la racine postérieure, ne dépasse guère le niveau de l'apophyse post-glénoïde et ne se raccorde pas à la crête lambdoïdale.

La ligne de suture temporo-malaire très oblique par rapport à l'arcade, se termine en avant par une zone sinueuse qui remonte plus ou moins brusquement et quelquefois à angle droit comme chez les Indrinés actuels, pour rejoindre l'angle que font l'arcade zygomatique et la barre post-orbitaire.

3-6. *Région ptérygoïdienne.*

Les deux lames ptérygoïdiennes sont très hautes et limitent donc une fosse mésoptérygoïdienne à bords verticaux subparallèles. Si la lame interne est courte, bien qu'un prolongement de sa racine atteigne le bord antéro-interne du trou ovale, la lame externe se prolonge jusqu'à la bulle tympanique à laquelle elle se soude en ménageant au niveau du trou ovale un très gros orifice ptérygo-spineux.

3-7. *Robustesse des arcades et des insertions musculaires.*

Les deux crêtes des apophyses post-orbitaires du frontal confluent dans le plan sagittal, d'autant plus en avant que l'individu est âgé, pour constituer une haute crête aiguë qui se poursuit jusqu'à l'inion où elle se raccorde à angle droit, chez les individus âgés, avec les crêtes lambdoïdales très saillantes. Celles-ci se prolongent vers le méat auditif jusqu'au bord antérieur de la mastoïde.

Chez les formes jeunes, les crêtes temporales restent très basses et parallèles, s'estompant en divergeant vers l'arrière où elles se raccordent cependant aux crêtes lambdoïdales.

Nous avons déjà souligné la robustesse des arcades zygomatiques, très écartées du neurocrâne, qui ménagent de vastes fosses temporales.

Le *processus* paraoccipital est très saillant.

3-8. *Orifices divers.*

Les orifices infra-orbitaires sont multiples, de 2 à 4. L'orifice malaire, quelquefois dédoublé, reste très petit.

Les trous incisifs sont prolongés vers l'avant par une courte gouttière.

Sur ces petits détails anatomiques, on retrouve également les caractères des Indrinés.

3-9. *Dents antérieures.*

Si les trois prémolaires sont présentes sur chaque demi-mâchoire, la réduction dentaire a cependant déjà commencé et le peigne, encore très grossier, ne comporte que quatre dents comme chez tous les Indridés rencontrés jusqu'ici, par suite de la disparition de la canine. Ces dents, tout en étant moins proclives et moins comprimées latéralement que chez les Indrinés, présentent une surface d'usure en biseau plus ou moins prononcé et sont disposées de telle manière que les incisives latérales soient les plus fortes.

A la mâchoire supérieure, si les incisives ont une morphologie et un développement inhabituels, les médianes I^1, les plus développées, sont séparées par un court diastème échancré par une encoche sagittale. L'implantation est oblique et les couronnes se touchent seulement dans leur région distale.

La canine, portée par le maxillaire immédiatement en arrière de l'incisive I^2, présente une forte racine mais la couronne conique s'élève peu au-dessus du niveau des prémolaires. Cette disposition rappelle celle des *Indri*.

Source : MNHN, Paris

3-10. *Encéphale.*

D'après Smith (1908), les moulages endocrâniens d'*Archaeolemur* révèlent des affinités extrêmement grandes avec *Propithecus* et surtout *Mesopropithecus*. L'extrême élongation du complexe sylvien et le morcellement du sillon intrapariétal (*sulcus rectus*) en seraient les meilleures preuves. Cette interprétation est reprise par Radinski (1970), pour qui les sillons présents à la surface de l'encéphale d'*Archaeolemur* sont ceux qu'on devait s'attendre à trouver chez un Indridé de grande taille. Nous verrons plus loin que les deux genres présentent, de plus, des particularités remarquables.

3-11. *Conclusion.*

Les affinités avec les Indrinés sont donc importantes et nombreuses. L'étude des caractères communs propres aux Archaeolémurs et aux Hadropithèques permettra d'estimer si le cadre de la famille des Indridés peut être suffisamment élargi pour les accueillir.

4. — *Caractères communs propres aux Archaeolémurs et Hadropithèques.*

4-1. *Le neurocrâne.*

S'il apparaît arrondi en *norma verticalis*, c'est parce qu'au rétrécissement post-orbitaire, extrême dans les deux genres, fait suite une région pariétale fortement convexe, telle que la largeur du neurocrâne soit à peine inférieure à sa longueur. Vu par l'arrière, la largeur maximale se situe au niveau des racines des arcades zygomatiques et les écailles temporales sont légèrement convergentes vers le haut : c'est surtout au niveau de la base que se produit l'élargissement, comme chez les Palaeopropithécinés, et non au niveau des pariétaux comme chez les Indrinés. La hauteur du crâne est relativement basse. Il en résulte une écaille occipitale très élargie, prolongée extérieurement par la facette postérieure du temporal, comme chez *Indri*. L'ensemble constitue une sorte de tableau arrière très puissant, aussi large que le neurocrâne à son maximum.

L'angle de la base du crâne avec l'écaille occipitale est de peu inférieur à 90°, tandis qu'il dépasse légèrement cette valeur chez les formes actuelles. Par contre, le *foramen magnum* fait un angle de 130° avec la face ventrale du basioccipital, comme chez les Indridés actuels.

4-2. *Angle palato-basicrânien.*

En orientation vestibulaire, l'angle vestibulo-basicrânien (AVB = 23°) a une valeur supérieure à celle de la plupart des Lémuriens, tandis que l'orientation du massif facial est classique (AVP = 38°). L'angle palato-basicrânien est donc légèrement inférieur (APB = 15°) à l'angle des Palaeopropithèques (APB = 23°) mais cette différence ne fait pas apparaître la rotation d'ensemble du massif facial vers le bas, sous la poussée du cerveau : l'encéphale s'est considérablement étendu vers l'avant, repoussant le crible au niveau de la barre post-orbitaire ; le sinus frontal, très étendu en direction sagittale, se prolonge dans les arcades post-orbitaires, et constitue quelquefois une saillie interorbitaire proéminente, mais s'enfonce peu profondément entre le massif facial et la zone antérieure de la cavité neurocrânienne (fig. 69). Le sinus frontal communique par deux ouvertures allongées para-sagittales avec les fosses nasales et est divisé en deux par une mince cloison complète dans le plan sagittal. Cette tendance se manifeste également par la formation de cloisons incomplètes dans les deux espaces précédemment définis, surtout au niveau de la racine des arcades post-orbitaires.

4-3. *Raccourcissement de la face.*

Chez Archaeolémur et Hadropithèque, malgré l'existence de trois prémolaires par demi-mâchoire, le nombre des dents situées en avant de la racine antérieure de l'arcade zygomatique est plus petit que chez les Indrinés actuels : la racine se situe en effet au niveau de P^4-M^1 chez les derniers au lieu du niveau M^1-M^2 chez les premiers. La partie sous-orbitaire de l'arcade dentaire est donc considérablement

Source : MNHN, Paris

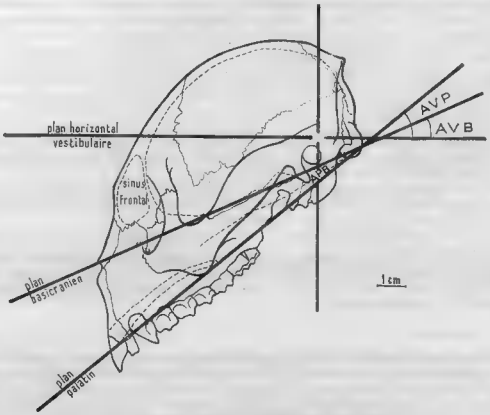


FIG. 69. — *ARCHAEOLEMUR* — Orientation vestibulaire du crâne.
APB = angle palato-basicranien = 15°
AVB = angle vestibulo-basicranien = 23°
AVP = angle vestibulo-palatin = 38°

plus longue et constitue une sorte d'épais bourrelet qui joue le rôle d'un plancher du côté interne de l'orbite. La partie pré-orbitaire du museau est donc beaucoup plus brève que chez les Propithèques et l'angle facial, de l'ordre de 45°, est plus ouvert, surtout chez les formes à région interorbitaire très bombée.

Les orbites sont relativement petites, surtout transversalement, ce qui entraîne un faible écartement des barres post-orbitaires.

Par rapport au palais, leurs plans forment un dièdre dont l'angle, par sa valeur s'écartant notablement de l'angle droit, rappelle davantage les Palaeopropithèques que les Propithèques.

D'autre part, par leurs axes dirigés vers l'avant (APO = 118 à 130°) ainsi que par leur très faible écartement, les orbites rappellent beaucoup celles des Pongidés, impression renforcée par la brièveté du museau et la forme des incisives. Cette disposition, permettant une vision stéréoscopique associée à des orbites de petites dimensions, indique probablement un mode de vie diurne.

Si le lacrymal rappelle par sa forme celui des Indrinés, la position du trou lacrymal, au niveau du rebord orbitaire ou légèrement à l'intérieur de l'orbite, correspond davantage à la disposition rencontrée chez les Palaeopropithécinés.

Le cloisonnement de l'orbite est mieux réalisé que chez tout autre Lémurien : à l'étirement en lame du rebord post-orbitaire de l'apophyse du malaire fait face une très forte crête pariéto-alisphénoïdale.

La fosse temporale, rétrécie du côté interne par le bourrelet alvéolaire sous-orbitaire en avant et la forte concavité des pariétaux en arrière, n'acquiert ses vastes dimensions que par écartement de l'arcade zygomatique. Par suite du faible écartement des barres post-orbitaires, les arcades zygo-

Source : MNHN, Paris

matiques divergent vers l'arrière pour atteindre leur écartement maximal peu avant leurs racines postérieures. De chaque côté, l'arcade se raccorde au niveau de la surface d'articulation avec la mandibule ; cette surface, allongée transversalement, déborde très largement vers l'extérieur le niveau de l'écaille temporale, ce qui entraîne l'écartement des arcades zygomatiques. En vue dorsale, comme chez les Palaeopropithécinés, une très large gouttière s'étend entre l'écaille temporale et le rebord supérieur de l'arcade zygomatique.

4-4. *Mandibule.*

La mandibule surprend par sa robustesse : sa branche horizontale, relativement courte, est très haute. La symphyse, ossifiée comme chez les autres fossiles, présente une large surface mais son bord extérieur, moins oblique que chez les Indrinés, est plus court.

La région angulaire, fortement étalée, est prolongée par la branche montante qui présente la particularité unique chez les Lémuriens de déborder, par l'extérieur, l'extrémité de l'arcade dentaire : la dernière molaire se trouve ainsi masquée en vue latérale.

Le condyle rappelle celui des Indridés avec une convexité moindre, ce qui étale la surface articulaire dans le sens transversal. La surface condylaire qui lui correspond sur le temporal est de même aplatie et ne se relève que du côté interne. Mais la surface articulaire ne se prolonge pas par une facette perpendiculaire qui ferait face à l'apophyse post-glénoïde, disposition très caractéristiques des Indrinés et des Palaeopropithécinés.

4-5. *Dents.*

Bien que d'aspect très dissemblable, par suite d'une usure beaucoup plus précoce et profonde, les molaires d'Hadropithèque peuvent se ramener au même schéma dentaire que celles des Archaeolémurs (Lorenz, 1901) qui présentent une morphologie très éloignée de celle des molaires d'Indridés.

Les molaires supérieures, de taille décroissante de M^1 à M^3, sont à l'origine bilophodontes : les deux premières, quadratiques, à quatre cuspides principales, présentent deux crêtes transversales reliant les cuspides deux à deux, les cuspides vestibulaires dépassant à peine les linguales. Entre ces deux crêtes, un sillon transversal correspond à un étranglement de la couronne.

En avant, un parastyle aplati s'étend vers le côté lingual de la dent.

Chez *Hadropithecus*, les replis d'émail sont beaucoup plus profonds et après abrasion, on ne retrouve que trois festons vestibulaires prolongés par trois crêtes transversales d'émail qui correspondent à la séparation du parastyle, de la crête paracone-protocone et de la crête métacone-hypocone.

A la mâchoire inférieure, la forme des molaires rappelle beaucoup celle des molaires supérieures : leur couronne n'est pas allongée dans la direction de l'arcade alvéolaire mais quadratique ; quatre cuspides sont reliées par deux crêtes transversales précédées d'un parastyle antérieur.

Ici ce sont les cuspides linguales qui sont légèrement plus élevées. Par abrasion, on retrouve chez *Hadropithecus* les trois festons externes avec des îlots correspondants aux plissements d'émail.

Les dernières molaires M^3 et M_3 sont moins réduites que chez les formes actuelles.

Deux crânes et une mandibule d'*Archaeolemur* portent quatre molaires par demi-mâchoire. La dentition des Lémuriens fossiles les plus anciens n'en comportant jamais que trois, il est probable que la dent surnuméraire d'*Archaeolemur* a une origine schizogène, c'est-à-dire qu'elle dérive du dédoublement d'un germe dentaire (Lamberton, 1939).

La réduction des molaires par rapport aux prémolaires, surtout à la mâchoire inférieure, est tout à fait remarquable : au maxillaire comme à la mandibule, la longueur de l'arcade molaire atteint à peine la longueur de l'arcade prémolaire, proportion très différente de celle rencontrée chez les Indridés où les prémolaires sont en nombre réduit, et les molaires beaucoup plus allongées mésiodistalement.

Ce grand développement des prémolaires est à rapprocher de l'extension des molaires de lait qui sont fonctionnelles très tôt, ne sont remplacées que tardivement et montrent des traces de profonde abrasion (Lamberton, 1938). Au contraire, les molaires lactéales n'occupent qu'une très courte portion des mâchoires chez les Indridés actuels et certaines d'entr'elles, relictuelles, ne sont pas remplacées. Ces dents ne sont pas fonctionnelles pendant la lactation et sont remplacées très tôt lors de l'acquisition

Source : MNHN, Paris

du régime alimentaire de l'adulte. On retrouve le rythme de remplacement des *Archaeolemur* chez toutes les formes primitives, par exemple chez *Adapis*.

4-6. *Membres.*

L'étude des membres attribués à ces deux genres a suggéré pour ces animaux un mode de progression très éloigné du type grimpeur vertical — sauteur, représenté par les Indrinés actuels : ne présentant aucune aptitude au saut, ils seraient arboricoles mais également terrestres et se déplaceraient sur le sol avec une démarche quadrupède rappelant celle des Cercopithécinés terrestres. Il n'est donc pas surprenant que les os des membres ne montrent que très peu d'affinités avec les Lémuridés et surtout les Indridés à plus ou moins grande vocation de sauteur et qu'ils ne retiennent du stock lémuriforme que quelques dispositions primitives déjà signalées.

Les os longs ont été étudiés par Carleton (1936) et Lamberton (1938).

Omoplate.

Sa forme rappelle, de façon inattendue, celle des Singes Anthropomorphes, par son aplatissement, la faible hauteur de son épine et l'élargissement de la fosse sous-épineuse, nettement plus étendue que chez les autres Lémuriens (Lamberton, 1934).

Humérus.

Sur la diaphyse, la crête delto-pectorale très développée porte à son extrémité une excroissance caractéristique des deux genres, le tubercule deltoïdien. La tête de l'os est rejetée en arrière et la grande tubérosité s'élève au-dessus de la surface articulaire : ces deux particularités associées, qui ne se rencontrent pas chez les autres Lémuriens, indiquent une locomotion quadrupède. L'épiphyse distale est singulière par la torsion vers l'arrière de l'ectotrochlée. D'autre part, la projection en avant de la poulie articulaire, inhabituelle chez les Lémuriens, rappelle les Cercopithécinés quadrupèdes comme le *Papio*. La réduction de la partie extérieure de la trochlée et l'orientation de son axe perpendiculairement à la diaphyse semblent impliquer des mouvements lents.

Cubitus.

Cet os présente une diaphyse très originale, rectiligne comme chez les quadrupèdes : sa section triangulaire à base antérieure ne correspond ni aux Lémurinés où la base est postérieure, ni aux Indridés où la section est ovoïde. La longueur de l'olécrâne, supérieure en valeur relative à celle des Primates, est déjetée vers l'intérieur comme chez les Cynocéphales marcheurs. L'extrémité postérieure de l'olécrâne diminue de hauteur et correspond, sur l'humérus, à une fosse olécrânienne profonde, ce qui permet une extension complète de l'avant-bras par rapport au bras. L'apophyse styloïde est bien développée et prend part à l'articulation carpienne.

Radius.

Sur l'apophyse proximale, la facette articulaire avec le cubitus n'occupe qu'un tiers de tour, ce qui indique que les mouvements de supination étaient très limités. La diaphyse, presque rectiligne, limite avec le cubitus un espace inter-osseux très étroit, caractéristique des Primates quadrupèdes. L'apophyse styloïde, absente chez les Indridés actuels, est bien développée.

Fémur.

Os très robuste, rectiligne, à diaphyse aplatie antéro-postérieurement, le fémur possède un col beaucoup mieux marqué que chez tout autre Lémurien.

Source : MNHN, Paris

Tibia.

C'est également un os rectiligne qui contraste avec le tibia en S des Indrinés : la face externe est légèrement convexe au lieu d'être fortement excavée au niveau de l'insertion du muscle jambier antérieur, particulièrement développé chez les LEMURIFORMES sauteurs comme les Indrinés et les Cheirogaléidés. Le plateau tibial est large et traduit une marche quadrupède.

L'épiphyse distale est, à l'encontre de tous les LEMURIFORMES actuels, presque plane au niveau de l'articulation astragalienne, très allongée transversalement, ce qui permet un solide appui sur le pied, et suggère un mode de déplacement marcheur. La malléole externe est très longue et dirigée vers l'extérieur.

Péroné.

Cet os, gracile chez les formes sauteuses, est ici robuste.

Os du pied.

Les os du pied d'*Archaeolemur* ont été étudiés par Lamberton (1939).

Le *calcaneum*, de type lémuriforme, présente cependant la particularité unique d'être plus large dans sa portion post-articulaire qu'à l'avant. Il présente des caractères qu'on retrouve chez les Lémuridés et chez les Singes les plus marcheurs.

L'astragale présente un mélange de caractères de grimpeur et de marcheur.

Le scaphoïde, morphologiquement plus voisin des Indrinés que des Lémuridés, présente également la même combinaison de caractères correspondant à ces deux types de locomotion.

Le seul métacarpien connu, par sa robustesse et sa faible incurvation, montre une adaptation imparfaite à la vie arboricole.

En conclusion, par ses membres subégaux (II inférieur à 110), extrêmement massifs y compris le péroné, et par de nombreux détails anatomiques, les membres d'*Archaeolemur*, avec leurs fortes insertions musculaires, ne présentent pas des spécialisations à la vie arboricole aussi marquées que les Lémurinés, *a fortiori* que les Indrinés. Ils pouvaient cependant grimper aux arbres mais devaient s'y mouvoir avec une certaine lenteur. Par contre, ils devaient descendre souvent à terre où leur marche quadrupède s'apparentait à celle des Cercopithécinés marcheurs. Pour Walker (1967), ils devaient présenter la même écologie que *Erythrocebus*.

Le fémur attribué par Carleton (1936) à *Bradylemur* ne diffère que par la taille de celui de *Archaeolemur edwardsi* et il ne semble pas utile de lui conférer un autre nom jusqu'à la découverte d'éléments ostéologiques complémentaires.

4-7. *Encéphale.*

Les premières études de Forsyth-Major (1897), Burckhardt (1901), Elliot-Smith (1903, 1908) sur les moulages endocrâniens d'*Archaeolemur* ont porté l'accent soit sur les caractères lémuriformes de l'encéphale (aplatissement, lobes frontal et occipital peu différenciés) ou plus spécialement indriformes (fissuration radiaire), soit sur les caractères de Cercopithécinés (forme générale, recouvrement du cervelet). Ce sont les travaux de Piveteau (1948, 1950, 1958) qui ont réellement permis d'apprécier le niveau d'évolution et les particularités des encéphales d'*Archaeolemur* et d'*Hadropithecus*, qui sont très semblables.

Le rhinencéphale est peu développé : les bulbes olfactifs ne dépassent pas le niveau des frontaux et le lobe piriforme est restreint à la partie inférieure du télencéphale.

La fissuration radiaire, qui apparaît chez les grands Indrinés actuels, s'affirme ici ; le complexe sylvien et le sillon parallèle sont très redressés.

L'operculisation du territoire central amène en continuité le complexe sylvien et le sillon intrapariétal. Cette disposition, qui ne se rencontre que chez un LORISIFORME (*Nycticebus*) et les Cébidés à cerveaux allongés (*Aotes*, *Ateles*), correspond à une invagination plus complète de la lèvre antérieure du complexe sylvio-intrapariétal qui englobe la branche frontale du *gyrus arcuatus* 3.

Source : MNHN, Paris

La fissuration du lobe frontal a atteint une complexité qui n'a pas d'équivalent chez les autres Lémuriens. La détermination du *sulcus centralis* (S. de Rolando) qui limite en arrière le lobe temporal, et du *sulcus rectus* qui s'étend davantage en avant, est aisée mais la signification des autres sillons très discutée. D'après Piveteau (fig. 70), qui se fonde sur les travaux de Anthony (1946) sur les Platyrhiniens, le segment moyen du *sulcus centralis*, présent chez les Lémuriens, se serait disjoint du segment antérieur et constituerait le sillon radiaire arqué qu'il faudrait assimiler au *sulcus arcuatus* des Platyrhiniens et des Cynomorphes. En avant de ce sillon, on trouve un sillon orbitaire et un fronto-orbitaire, tous deux présents chez les LÉMURIFORMES actuels. Ainsi, au niveau du cerveau, ces Lémuriens représenteraient un stade d'évolution élevé, avec une convergence marquée avec l'encéphale de certains Platyrhiniens.

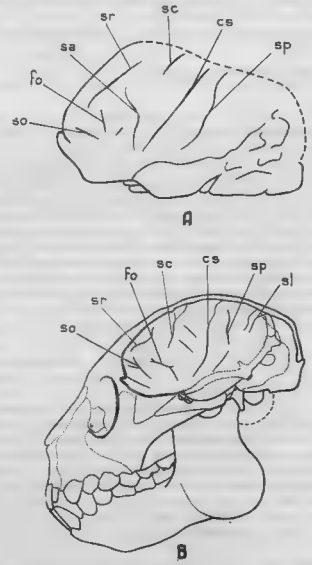


FIG. 70. — *ARCHAEOLEMUR MAJORI* — encéphale — vue latérale droite.
A : *d'après PIVETEAU* — 1950 B : *d'après RADINSKY* — 1970
cs : Complexe sylvien, fo : Sillon fronto-orbitaire, sa : *Sulcus arcuatus*, sc : *Sulcus centralis*, sl : *Sulcus lunatus*, so : Sillon orbitaire, sp : Sillon parallèle, sr : *Sulcus rectus*.

Source : MNHN, Paris

D'après Radinsky (1970), le cerveau d'*Archaeolemur* est un cerveau de grand Indridé et le *sulcus arcuatus* ne serait que le fronto-orbitaire, ce dernier ayant été lui-même confondu avec l'extrémité du sillon orbitaire. Dans l'espace compris entre le *sulcus rectus* et le complexe sylvien se développerait un arc lié à la sensibilité tactile de la face. Malheureusement, les différenciations tactiles n'ont pas laissé de trace sur le squelette facial.

4-8. *Conclusion.*

Les *Archaeolemur* et *Hadropithecus* présentent avec les Indridés de nombreuses affinités par le détail de leur architecture crânienne (tympanal, orbite), mais s'en distinguent par leur dentition (nombre des prémolaires, forme des molaires), leur céphalisation plus poussée malgré le maintien d'une très forte constriction post-orbitaire, et l'acquisition d'un mode de locomotion plus terrestre qu'arboricole. Ces adaptations nous semblent suffisamment originales pour permettre d'isoler ces deux genres des Indridés et de les réunir dans une famille particulière, les Archaeolémuridés.

5. — *Variations génériques des Archaeolémuridés.*

5-1. *Crânes.*

Archaeolemur et *Hadropithecus* se distinguent aisément par la région orbitaire : les orbites, plus hautes que larges, limitées par une barre post-orbitaire assez grêle chez les premiers sont plus arrondies et limitées par une arcade post-orbitaire beaucoup plus épaisse chez les seconds. Mieux refermées en arrière, ces orbites sont également plus rapprochées et à direction plus frontale chez *Hadropithecus*. A cette disposition s'ajoute la plus grande brièveté de la portion pré-orbitaire du museau, la présence de nasaux plus courts et larges, surmontés par une région frontale bombée au-dessus des sinus frontaux qui rendent le profil naso-frontal plus concave que chez les *Archaeolemur*. Tous ces éléments concourent à donner à Hadropithèque la face la plus simienne des Lémuriens.

Le crâne d'Hadropithèque, connu par deux exemplaires en bon état, appartenant l'un à un individu non encore adulte et l'autre à un jeune adulte comme le montrent les sutures non oblitérées, présente une tendance plus marquée que les *Archaeolemur* à l'acquisition d'une crête sagittale haute et longue : en avant, elle se raccorde presqu'à angle droit avec les crêtes temporales, tronquant vers l'arrière le losange interorbitaire. Dans la région postérieure, la crête sagittale est orthogonale au *torus* occipital. Même chez les individus les plus âgés d'*Archaeolemur*, la cohalescence des deux crêtes temporales n'est pas si antérieure ; sur les crânes pas très âgés, les deux crêtes temporales se rejoignent en arrière du losange interorbitaire dont les deux axes sont subégaux ; chez les formes jeunes, les deux crêtes temporales restent éloignées et s'estompent vers l'arrière.

La troncature précoce du losange sus-orbitaire est liée à une constriction post-orbitaire qui est plus accentuée chez *Hadropithecus* que chez tout autre Lémurien actuel ou subfossile. Le profil de la suture coronale, perpendiculaire au plan sagittal, diffère également de la disposition représentée chez *Archaeolemur* où la constriction est moins marquée et où la suture coronale s'étend plus en arrière sur le neurocrâne et dessine un angle à peine plus ouvert que celui qu'on trouve sur les crânes de Propithèque. Chez les premiers, la contribution des frontaux à la voûte neurocrânienne reste très faible.

Hadropithèque présente une suture temporo-pariétale qui se distingue de celle des autres Lémuriens : au lieu d'être basse, à sommet rectiligne, l'écaille temporale se développe en hauteur et prend une forme arquée qui ne se retrouve que chez les Primates supérieurs où la sphérisation du neurocrâne est accentuée.

D'une manière générale, le crâne d'*Hadropithecus* est construit de manière plus robuste, avec des arcades plus fortes et des crêtes plus saillantes : l'arcade zygomatique, très épaisse, présente un rebord supérieur très convexe qui contraste avec celui des Indrinés actuels et des *Archaeolemur* où sa hauteur est constante sur toute la longueur. D'autre part, au lieu de s'estomper en arrière en direction de la mastoïde, la crête temporale remonte vers le haut, augmentant l'assise de la racine.

En avant, l'apophyse post-orbitaire du malaire, très large, remonte, chez *Hadropithecus* comme

Source : MNHN, Paris

chez *Indri*, beaucoup plus haut que le niveau médian de l'orbite, niveau qu'atteint ce processus chez les autres Lémuriens.

A la base du crâne, les bulles sont plus allongées chez *Archaeolemur* et l'écart entre les condyles occipitaux et les bulles est nettement plus important que chez Hadropithèque, ce qui correspond à un rétrécissement de la base du crâne. La partie antérieure du *foramen magnum* se trouve avancée, ce qui semble entraîner un basculement du plan du trou occipital en arrière. En réalité, l'écaille occipitale n'a pratiquement pas bougé par rapport au plan basicranien, bien qu'une impression de basculement soit créée par l'extension vers l'arrière de la crête sagittale qui déborde largement le plan occipital, formant une importante éminence postérieure qui soutient l'auvent constitué par les crêtes lambdoïdales étayées par une forte crête occipitale médiane.

En fait, les régions occipitales d'Archaeolémur et d'Hadropithèque diffèrent structuralement moins qu'elles ne le paraissent comme le montrent les profils superposés orientés suivant la méthode vestibulaire.

Le palais montre dans les deux genres une forme différente par suite du développement inégal des dents : en particulier, la compression transversale des incisives entraîne un rétrécissement de la région prémaxillaire qui a valu à l'Hadropithèque son appellation spécifique *stenognathus*. L'extension latérale des incisives confère au palais d'*Archaeolemur* un contour arrondi très différent qui rappelle celui des Anthropoïdes.

Chez *Archaeolemur*, les arcades jugales sont très légèrement divergentes de la dernière molaire à la canine puis passent, après un brusque rétrécissement correspondant au diastème entre C et I^2, à la courbe régulièrement arrondie du prémaxillaire. Chez Hadropithèque, le maximum de largeur se situe au niveau de M^1, zone de raccord de l'arcade zygomatique et de l'arc dentaire qui, régulièrement convexe de part et d'autre de ce point, se raccorde sans décrochement à la région prémaxillaire en ogive.

En arrière, chez *Archaeolemur*, le palais est échancré au-delà du niveau de M^2, et les trous palatins postérieurs sont rejetés vers les bords alvéolaires, tandis que chez *Hadropithecus*, l'échancrure dépasse à peine M^2 vers l'avant, comme chez *Propithecus*, et les trous palatins postérieurs, très rapprochés, sont situés en avant du rebord palatin non ourlé.

La mandibule d'*Archaeolemur* ressemble, en beaucoup plus puissante et avec une symphyse plus redressée, à celle des Indrinés. Celle d'Hadropithèque, encore plus massive, surprend par la grande hauteur de sa branche horizontale qui s'accroît en avant et par sa symphyse mandibulaire très redressée, qui évoque plus les Pongidés que les Lémuriens.

5-2. *Dentition et régime alimentaire.*

Pour les molaires, nous avons vu que la morphologie des couronnes d'Hadropithèque peut se réduire, après forte abrasion, au schéma bilophodonte des *Archaeolemur*.

Au niveau des dents antérieures, les différences sont beaucoup plus accusées.

On retrouve chez *Archaeolemur* des incisives supérieures hypertrophiées par rapport à celles de la plupart des Lémuriens : prolongeant une longue et très forte racine conique, implantée obliquement vers le bas et en avant, la couronne de l'incisive médiane se recourbe légèrement vers le bas et devient ainsi perpendiculaire au palais, et s'élargit de telle sorte que la partie distale, en lame, soit contiguë avec la voisine, non seulement à l'extrémité, mais sur le tiers de sa hauteur. Le tranchant se trouve également en continuité avec celui de l'incisive latérale voisine, plus petite : ainsi se trouve constitué un arc coupant continu à l'avant de la mâchoire supérieure. C'est cette disposition, extraordinairement simienne, alliée à la morphologie des molaires, qui avait conduit Forsyth-Major à créer une nouvelle famille d'Anthropoïdes, intermédiaire entre les Cébidés et les Cercopithécidés. Cette tendance au développement des incisives médianes, déjà perceptible chez les Indrinés actuels, se manifeste nettement chez le Mésopropithèque.

Chez *Hadropithecus*, au contraire, les quatre incisives, plus proclives, sont comprimées latéralement et leur surface d'usure constitue un ovale allongé parasagittal. La canine est moins volumineuse et plus courte encore que chez *Archaeolemur*.

Source : MNHN, Paris

Les prémolaires, indépendamment du degré d'usure, comme pour les molaires beaucoup plus important chez l'Hadropithèque, ont des couronnes à vocation très différente et il n'y a qu'au niveau de P^1 de jeunes individus qu'on retrouve un dessin analogue : chez *Archaeolemur*, elles constituent une double cisaille tranchante : les cuspides, étirées longitudinalement et alignées en une lame coupante portée par la mâchoire inférieure, s'encastrent du côté lingual contre une lame semblable portée par la mâchoire supérieure. L'affûtage est obtenu par usure des deux faces en regard. Le raccord entre les dents au niveau du tranchant se fait en biseau, chaque prémolaire débordant la précédente par l'extérieur. La couronne de la première prémolaire P^2 est tordue vers l'extérieur pour rejoindre la canine. La dernière prémolaire P^4, à la crête vestibulaire coupante, présente dans sa moitié distale une morphologie qui rappelle la moitié postérieure des deux premières molaires, par développement d'une forte cuspide postéro-linguale : la dernière prémolaire est à la fois coupante par son bord externe et molariforme par sa moitié postérieure, ce qui lui confère un aspect extrêmement caractéristique.

Sur le maxillaire d'Hadropithèque, le tranchant est conservé seulement sur P^2 mais cette dent reste de petite taille et sa région distale s'étend lingualement et s'abrase très tôt. Quant aux deux dernières prémolaires P^3 et P^4, elles sont molarisées au point que rien ne les distingue d'une molaire vraie, si ce n'est leur plus grande compression mésio-distale compensée par un élargissement transversal : la molarisation des deux dernières prémolaires est donc complète, ce qui se retrouve également dans l'espèce *Hapalemur simus*.

A la mandibule, l'orientation du peigne dentaire est en étroite relation avec l'inclinaison de la symphyse : très proclives, les quatre incisives à face buccale aplatie sont usées en biseau aigu chez *Archaeolemur* tandis que dans le second genre, les dents, très redressées et légèrement comprimées latéralement, ont une table d'usure presque perpendiculaire à l'axe dentaire mais inclinée vers l'extérieur, contrairement à la disposition lémurienne classique.

La première prémolaire P_2 est plus tranchante que caniniforme et chez *Archaeolemur*, P_4 présente la même tendance que P^4 à la molarisation de sa partie postérieure. Chez Hadropithèque, à P^2 de petite dimension mais qui, après une usure précoce, possède déjà une fonction broyeuse, fait suite une dernière prémolaire P^4 qui ne se distingue ni par la forme, ni par les dimensions, ni par le degré d'usure des deux premières molaires.

A l'arc coupant des incisives des *Archaeolemur*, prolongé par la cisaille constituée par les prémolaires à laquelle font suite les molaires bilophodontes, s'opposent les incisives proclives et préhensiles des Hadropithèques dont le reste de la dentition est caractérisé par une molarisation extrême des dents jugales sur laquelle s'exerce une abrasion précoce et très poussée. Pour les premiers, il faut voir une adaptation très marquée à un régime alimentaire végétarien. L'adaptation des membres à la locomotion terrestre quadrupède et l'existence de caries dentaires fait penser à un régime plus herbivore que les Indrinés actuels surtout phyllophages.

Pour *Hadropithecus*, Jolly, 1970, distingue au sein des Archaeolémuridés une même tendance évolutive que chez les Cercopithécidés et les Pongidés-Hominidés. Au passage de la locomotion arboricole à une locomotion plus terrestre (*Macacus-Papio*, *Erythrocebus* ; *Pongo-Homo* ; *Archaeolemur-Hadropithecus*) se trouvent associés des caractères dentaires et masticatoires semblables dans les trois groupes : la mâchoire s'épaissit vers l'avant, la symphyse se redresse et la fonction molaire s'étend aux prémolaires tandis que le régime alimentaire se modifie : *Hadropithecus* serait devenu granivore.

5-3. *Membres.*

Les os des membres d'*Hadropithecus* ne sont connus que par quelques très rares os longs attribués à ce genre par analogie avec ceux d'*Archaeolemur*.

Ils s'en distinguent cependant tous par leur beaucoup plus grande gracilité et des particularités anatomiques qui font penser que cet animal était plus quadrupède et plus lent que les *Archaeolemur*. L'humérus en particulier est beaucoup plus long que celui des formes voisines, ce qui entraîne un indice brachial beaucoup plus petit (86 suivant les estimations de Lamberton, contre 102 à 106 pour *Archaeolemur*), voisin de celui des Cercopithécinés marcheurs et des Chimpanzés.

Source : MNHN, Paris

5-4. *Conclusion.*

En fait, la plupart des caractères différenciant les deux formes sont d'ordre générique : forme générale du crâne, membres et locomotion. C'est au niveau des dents que les deux types s'opposent le plus. Si les molaires peuvent se ramener au même schéma, la molarisation des prémolaires est nettement différente. On connaît de telles variations parmi les Lémuriens et cette disposition ne serait pas en elle-même un obstacle au rapprochement des deux genres. La configuration des incisives nous semblent cependant d'un autre ordre car leur compression, dans des directions opposées, à la mâchoire inférieure comme à la mâchoire supérieure, nous semble relever de deux évolutions divergentes et justifier, avec le raccourcissement de la base du crâne, au sein des Archaeolémuridés, la distinction de deux sous-familles monogénériques, les Archaeolémurinés, Standing, 1908 et les Hadropithécinés, Abel, 1931, cette dernière étant la plus éloignée des Indridés actuels.

6. — *Variations spécifiques.*

6-1. *Archaeolemur* Filhol, 1895.

On distingue classiquement deux espèces, *A. edwardsi* Filhol, 1895 et *A. majori* Filhol, 1895, auxquelles s'ajoutait autrefois l'espèce A. *platyrhinus* (Standing), 1908, établie sur un crâne unique récolté à Ampasambazimba. L'absence d'une crête sagittale élevée et d'une forte bosse frontale ne semble pas suffisante pour définir une nouvelle espèce, compte tenu de la grande variabilité de l'espèce *A. edwardsi* auquel il s'apparente étroitement.

Les deux espèces bien définies, si elles correspondent à des crânes qui se reconnaissent aisément, sont cependant très voisines et diffèrent surtout par la taille et la robustesse de leur contruction.

Les *A. edwardsi* sont les plus grands (longueur maximale dépassant 140 mm) et les plus massifs. Le crâne est caractérisé par une région interorbitaire très convexe qui, chez les individus âgés, se raccorde par une courbe concave à la voûte pariétale, ce qui fait paraître le museau plus court et la face plus simienne. Les orbites sont plus petites et bordées par une arcade post-orbitaire très massive ; le palais est plus échancré vers l'avant.

La crête sagittale est haute et très longue chez les individus âgés. Le raccord avec les crêtes temporales est très variable ; généralement, les racines frontales de la barre post-orbitaire, fortement pneumatisées, présentent en arrière une arête mousse qui fait le raccord avec le losange interorbitaire tronqué en arrière et l'isthme post-frontal. Sur un crâne moyennement âgé, provenant d'Ampasambazimba, appartenant à l'Académie Malgache (AM. nº 31100283), la racine est au contraire très plate, extrêmement excavée postérieurement et surplombe considérablement la région constrictée. Ceci témoigne de l'extrême variabilité de l'espèce. Peut-être serait-il bon, pour ces formes et pour *A. platyrhinus*, de la morceler en plusieurs espèces comme pour le genre actuel *Lemur*. La rareté des documents nous fait préférer ne conserver que des formes bien tranchées, des formes intermédiaires venant souvent combler des différences apparemment extrêmes.

Cette forme présente une très large extension car elle a été récoltée dans les gisements du centre (Ampasambazimba, Antsirabe) et les gisements côtiers et de l'arrière pays de Majunga à Fort-Dauphin.

Le plus petit des *Archaeolemur*, *A. majori* (longueur maximale inférieure à 135 mm) se distingue par la construction plus légère de son crâne et des os des membres : le losange interorbitaire est beaucoup moins bombé ; le front est donc moins marqué et l'angle facial plus petit. La crête sagittale est basse et mal individualisée, seulement en arrière des crêtes temporales chez les individus âgés, tandis qu'à l'arrière, le relief s'abaisse en s'élargissant.

Son aire de répartition est plus étroitement localisée que celle du précédent car on ne le trouve que dans les basses régions de l'Ouest et du Sud, de Beloha à Fort-Dauphin.

Source : MNHN, Paris

6.2. *Hadropithecus* Lorenz, 1900.

Le genre monospécifique, *H. stenognatus* Lorenz, 1899, est mal représenté dans les gisements du Sud : le premier crâne fut trouvé à la fin du siècle dernier dans la grotte d'Andrahomana, près de Fort-Dauphin, accompagné de quelques os des membres. Ce n'est qu'en 1931 que Lamberton retrouva dans le gisement de Tsirave un nouveau crâne adulte dans un excellent état de conservation, puis quelques os des membres et de mandibules dans les gisements du Sud. La répartition de ce genre semble donc avoir été la même que celle d'*A. majori*.

7. — *Conclusion.*

Lémuridés, Indridés et Archaeolémuridés nous semblent trois familles ayant d'étroites affinités, comme le montre la structure du temporal.

La première famille, la moins évoluée, a conservé un neurocrâne bas et étroit, une face allongée, des orbites latérales, un régime alimentaire mixte peu spécialisé et un mode de locomotion arboricole, probablement quadrupède-sauteur.

Les Indridés, probablement différenciés à partir d'une souche commune aux Lépilémurinés, se caractérisent par la réduction du nombre des dents, la cérébralisation et l'acquisition d'une spécialisation des membres à l'arboricolisme et au saut. Une branche particulière, les Palaeopropithécinés, aurait évolué vers le gigantisme et aurait abouti, pour les plus perfectionnés, à l'acquisition de la brachiation.

Enfin, vraisemblablement à partir de la base du rameau des Indridés, avant que la réduction dentaire n'affecte les prémolaires, la lignée des Archaeolémuridés se serait différenciée, en conservant des caractères archaïques, par le développement, extrême pour un Lémurien, du *neopallium* encéphalique, l'adaptation à un régime herbivore et l'acquisition d'une locomotion essentiellement quadrupède terrestre (Fig. 71).

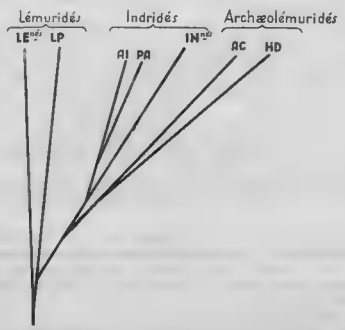


Fig. 71. — ARCHAEOLEMURIDÉS : position phylogénique parmi les LEMURIFORMES.
AC : *Archaeolemur*, AI : *Archaeoindris*, HD : *Hadropithecus* IN : Indrinés, LE : Lémurinés, LP : *Lepilemur*.

Source : MNHN, Paris

b-5. *Megaladapis* Forsyth-Major, 1894.

Ce genre, représenté par trois espèces de grandes tailles se singularise beaucoup au sein des Lémuriens et la littérature fait état de ressemblances avec les Ongulés, les Porcins, certains Marsupiaux, bien qu'il soit reconnu par tous comme un Prosimien.

1. — *Caractères de Lémurien lémuriforme.*

1.1. *Orbite.*

Le cadre orbitaire est complet, formé par un os jugal qui s'étend en avant jusqu'au lacrymal et rejoint vers le haut, au niveau de la moitié de l'orbite, le processus post-orbitaire du frontal. L'orifice lacrymal est situé en avant du rebord orbitaire, sur la face. L'orbite communique largement avec la fosse temporale.

1-2. *Structure du temporal.*

La structure de la cavité tympanique est typiquement lémuriforme. En particulier, la bulle auditive limite le *recessus* hypotympanique subdivisé en trois diverticules D_1, D_2 et D_3 par une cloison transversale et une cloison longitudinale toutes deux incomplètes. L'orifice carotidien est en position postérieure légèrement externe, tandis que le trou déchiré postérieur, subdivisé par l'épine jugulaire, est situé dans la suture pétro-basioccipitale.

La circulation artérielle cérébrale est dominée par l'irrigation des artères vertébrales comme le montre la faible dimension du canal carotidien. Le sang veineux est essentiellement drainé par le sinus pétro-squameux qui sort de l'encéphale par de très volumineux orifices post-glénoïdiens, puis est capté par la veine jugulaire externe beaucoup plus développée que l'interne.

1-3. *Fosses nasales.*

Les fosses nasales, très vastes, sont envahies par de volumineux cornets où la disposition lémuriforme est respectée : la moitié postérieure de chaque fosse est presqu'entièrement occupée par l'endoturbinal I tandis qu'à l'avant, le naso-turbinal et le maxillo-turbinal sont superposés ; ce dernier limite un très vaste sinus maxillaire.

1-4. *Peigne dentaire.*

Celui-ci est représenté sous sa forme la plus typique : constitué de six dents, quatre incisives et deux canines, proclives, contiguës et comprimées latéralement, cet ensemble est encadré d'une paire de prémolaires P_3 caniniformes. Cette spécialisation extrême qui n'a aucun équivalent chez les Mammifères, suffirait à rattacher Mégaladapis aux Lémuriens classiques.

2. — *Caractères de Lépilémurinés (Lémuridés).*

Ces affinités sont essentiellement dentaires mais nous retrouverons, dans l'étude des ressemblances avec les Palaeopropithécinés des caractères d'Indridés déjà présents chez les *Lepilemur*.

Non seulement la formule dentaire :

$$I\frac{0}{2},\ C\frac{1}{1},\ P\frac{3}{3},\ M\frac{3}{3},$$

remarquable par la disparition des incisives supérieures dans la dentition définitive, est la même, mais la morphologie des dents est très semblable.

Source : MNHN, Paris

L'absence des incisives, réalisée chez *Lepilemur* et *Megaladapis*, correspond à une tendance perceptible chez les Lémurinés dont les dents prémaxillaires sont toujours petites, contrairement à ce qui se rencontre chez les Indridés.

L'existence d'incisives lactéales n'est pas complètement démontrée mais l'hypothèse de Lamberton (1938) basée sur un crâne juvénile (A. M. 512002112) à la région antérieure du museau malheureusement incomplète, est vraisemblable : de chaque côté du maxillaire, la fossette placée sur le bord interne de la canine et séparée de l'alvéole de celle-ci par un étroit pont osseux qui semble d'origine prémaxillaire, serait l'alvéole de I^3. La disposition correspondrait à celle qui est représentée chez *Hapalemur* et *Palaeopithecus maximus*.

Chez l'adulte, les prémaxillaires sont tronqués en avant et dépassent peu le niveau des canines. Ils se terminent par un épaississement spongieux, échancré sagittalement, qui portait vraisemblablement un bourrelet corné comme les Ongulés actuels.

Comme chez les Lémuridés et particulièrement les Lépilémurinés, le plancher antérieur des fosses nasales est mince et plat par suite de l'absence des incisives, et cette forme contraste avec l'ouverture nasale piriforme des Indridés et Archaeolémuridés.

Les canines supérieures sont développées en crocs très puissants.

Sur chaque maxillaire, les trois prémolaires et les trois molaires sont disposées par ordre croissant, vers l'arrière.

Les prémolaires ne sont pas molarisées. La première, P^2, petite, aplatie latéralement, ne porte qu'une cuspide principale prolongée mésialement et distalement par deux crêtes sagittales qui se raccordent à un style antérieur et un style postérieur, le premier étant le mieux différencié.

La deuxième prémolaire P^3, d'une morphologie semblable à la précédente du côté vestibulaire, s'étend du côté lingual où elle est bordée par un *cingulum* saillant.

La dernière prémolaire P^4, un peu plus grosse que la précédente, s'en distingue par la différenciation d'une cuspide linguale bordée par un *cingulum* linguo-distal.

Les molaires sont tricuspides, avec un *cingulum* externe et un *cingulum* interne. Des trois cuspides du trigone, la cuspide linguale est la plus volumineuse, bien que légèrement plus basse que les deux cuspides vestibulaires disposées de part et d'autre de la précédente. Le *cingulum* externe est beaucoup plus saillant que sur les molaires de Lépilémur, surtout du côté mésial où il s'érige en parastyle et entre les deux cuspides buccales où il s'élève en un mésostyle. Du côté lingual, à l'angle antérieur, on trouve un petit *cingulum*, et en arrière, reliant la base du protocone à celle du métacone, un repli aigu mais bas qui ne se soulève pas en hypocone. La forme générale de la couronne est triangulaire. Chez *Lepilemur*, elles est plus quadratique par suite du plus grand développement du protocone flanqué d'un petit *cingulum* qui marque les deux angles linguaux de la dent.

Le condyle articulaire de la mandibule est allongé transversalement et la surface glénoïde du temporal est aplatie tout en se relevant sur son bord interne. Le rebord inférieur de l'arcade zygomatique se raccorde directement à cette surface, sans présenter l'échancrure glénoïde. Ces dispositions qui se trouvent chez *Lepilemur* sont également présentes chez les Lémurinés et s'opposent au condyle articulaire arrondi qui se loge dans une fosse glénoïde profonde ouverte latéralement au niveau d'une étroite encoche, comme c'est le cas chez les Indridés.

3. — *Autres caractères présents chez les Lépilémurinés et les Indridés.*

3-1. — *Le temporal et l'articulation temporo-mandibulaire.*

Associée à la cavité glénoïde qui est de type Lémuridé, une disposition typiquement indriforme, déjà présente chez *Lepilemur*, se rencontre chez *Megaladapis* : l'apophyse post-glénoïde, très haute, en forme de tubercule aplati, perpendiculaire à la surface glénoïde et au plan sagittal, est soudée à la bulle auditive ; elle constitue une cale postérieure pour la mandibule et celle-ci porte une surface très vraisemblablement tapissée d'un cartilage articulaire qui prolonge le condyle à angle droit, vers l'arrière et le bas : on retrouve donc ici le cartilage mandibulo-post-glénoïde caractéristique des Indridés et de *Lepilemur*.

Source : MNHN, Paris

Le canal de Jacobson est distinct du canal carotidien et s'ouvre par un orifice séparé, comme chez les Indridés. Chez *Lepilemur*, la séparation est à peine amorcée par le développement d'une épine qui délimite incomplètement un orifice séparé pour le nerf de Jacobson.

3-2. — *Autres caractères crâniens.*

— L'apophyse ptérygoïdienne externe, particulièrement élevée, se prolonge en arrière jusqu'à la bulle auditive, en ménageant un énorme *foramen pterygo-spinosum* qui n'a été retrouvé intact que sur le crâne d'un jeune individu. Par contre, l'apophyse ptérygoïdienne interne est à peine marquée et la fosse mésoptérygoïdienne est pratiquement inexistante.

— L'orifice malaire est minuscule quand il existe.

— Les orifices sous-orbitaires sont multiples.

4. — *Caractères de Palaeopropithécinés (Indridés).*

Deux tendances évolutives, elles-mêmes liées entre elles, constituent les éléments essentiels de certaines ressemblances entre les *Megaladapis* et les Palaeopropithécinés : l'augmentation de taille (les crânes les plus longs de *Megaladapis* et celui d'*Archaeoindris* ont presque la même longueur maximale), associée à la robustesse de l'architecture crânienne (fortes arcades, développement de crêtes sagittales et lambdoïdales saillantes...). L'analyse devra donc différencier si les ressemblances résultent de la conservation de caractères primitifs, d'une croissance allométrique, d'adaptations convergentes ou de l'expression de potentialités liées à une origine commune plus ou moins proche.

4-1. — *Robustesse de l'architecture crânienne.*

La hauteur et la grande épaisseur de la base de l'arcade zygomatique, les crêtes sagittales et lambdoïdales qui sont, chez les adultes, beaucoup plus élevées que chez les Lémuriens actuels, accentuent les ressemblances entre les Mégaladapis et les Palaeopropithécinés. A cela s'ajoutent les *processus* paraoccipitaux saillants, l'occipital à la crête sagittale qui délimite deux surfaces plus ou moins déprimées servant à l'insertion des muscles de la nuque très développés, et, d'une manière générale, l'extension des surfaces qui portent des aspérités favorisant la fixation des tendons. Les condyles occipitaux, énormes et saillants, renforcent la ressemblance.

On vérifie aisément que dans un groupe donné, les crêtes, arcades et autres insertions musculaires sont plus robustes chez les grandes formes : *Indri* et *Lichanotus*, *Galago crassicaudatus* et *G. senegalensis*, *Pan* et *Gorilla*. Mais on trouve souvent des formes primitives, de taille petite comme *Adapis* ou moyenne comme *Mesopropithecus*, hérissées de crêtes puissantes, tandis que le crâne humain en est presque complètement dépourvu. Par conséquent, indépendamment de la taille, ces proéminences ont une signification évolutive, et dans le cas de *Megaladapis*, reflètent la persistance de caractères archaïques.

En particulier, la crête sagittale, qui s'abaisse au niveau de la région interorbitaire pour se raccorder, par deux crêtes aiguës mais basses, au bord postérieur arrondi des barres post-orbitaires, s'élève chez les individus âgés à plus de quinze millimètres au-dessus de la paroi pariétale du neurocrâne avec laquelle elle se raccorde progressivement. En arrière, elle rejoint après un brusque virage à 90° les crêtes lambdoïdales qui constituent un *torus* occipital en lame arquée, elle aussi élevée à plus de 15 mm au-dessus de la surface pariétale. Ainsi se trouve délimité un triangle inial aplati, bordé par trois bourrelets. Cet espace triangulaire est peu étendu, même chez les jeunes chez lesquels la crête sagittale n'est pas encore dressée.

A l'accroissement des crêtes se trouve associée une hyperostéose qui ne se développe à un tel degré chez aucun autre Lémurien : les os du neurocrâne acquièrent une épaisseur considérable au niveau du plancher, des parois pariétales et sous les crêtes. L'intervalle entre les deux tables osseuses est occupé par de l'os spongieux anormalement épais qui, avec le sinus frontal, contribue à masquer la forme réelle des cavités endocrâniennes. Ces superstructures, véritables reliefs postiches, rendent très impré-

Source : MNHN, Paris

cise l'appréciation de l'angle que fait l'écaille occipitale avec la base du crâne. En effet, la crête médio-occipitale s'élève progressivement dans la région iniale et soutient comme une équerre le *torus* occipital surplombant. On a ainsi l'impression que l'angle basi-occipital est plus ouvert que chez *Palaeopropithecus* et dépasse 90°. Cet effet est renforcé par la forme du basi-occipital dont l'épaisseur diminue brutalement peu avant le *foramen magnum* dont le bord antérieur se raccorde obliquement au basisphénoïde. En réalité, cet angle est nettement inférieur à 90° et s'apparente de près à celui des Palaeopropithécinés où il est également fermé, signe considéré comme archaïque car lié au faible développement du lobe occipital.

En orientation vestibulaire, les profils des arrières-crânes de *Megaladapis* et de *Palaeopropithecus* sont voisins, de même que l'orientation de leur *foramen magnum*, presque perpendiculaire à l'horizontale vestibulaire (fig. 72).

4-2. *Orbites*.

Les orbites, cerclées par un *torus* orbitaire presque complet, en relief par rapport à l'espace interorbitaire déprimé et à la haute racine de l'arcade jugo-temporale, offrent chez *Megaladapis* et *Palaeopropithecus* une très grande similitude. Cependant, cet aspect tubulaire ne doit pas faire illusion : nous verrons que le plancher antéro-orbitaire présente une constitution différente et si le *torus* d'origine malaire s'arrête dans les deux genres au niveau du lacrymal, la disposition diffère dans l'angle antéro-supérieur : chez *Palaeopropithecus*, il existe une profonde échancrure entre l'extrémité du *torus* d'origine frontale et la *crista posterior* saillante du lacrymal. On trouve une disposition semblable chez les Indrinés subfossiles. Chez *Megaladapis*, le lacrymal est creusé en gouttière longitudinale faisant communiquer l'orifice lacrymal, nettement externe, avec l'orbite. Plus dorsalement, une profonde échancrure arrondie entaille le *torus* frontal quelques millimètres avant son extrémité. Chez les individus âgés, cette échancrure peut se refermer par un pont osseux qui assure la continuité du relief périorbitaire.

Les orbites sont très écartées, séparées par un sinus frontal très étendu, et leur orientation est très latérale (angle des plans orbitaires APO le plus souvent inférieur à 110°) et leur direction, classique par rapport au plan vestibulo-horizontal, se trouve disposée orthogonalement par rapport au plan alvéolaire, au lieu d'être oblique comme chez les autres Lémuriens et particulièrement chez *Palaeopropithecus* : c'est la conséquence d'une rotation du plan alvéolaire vers le haut que nous étudierons ultérieurement.

Si les *Megaladapis* ont un mode de vie diurne comme semble l'indiquer le petit diamètre relatif des orbites (fig. 67), la divergence des axes oculaires est grande et la vision binoculaire sans doute peu stéréoscopique. Ils disposent d'un appareil ophtalmique moins évolué que celui des *Palaeopropithecus*.

4-3. *Nasaux*.

Comme chez *Palaeopropithecus*, l'allongement allométrique de l'arcade dentaire, accentué encore chez *Megaladapis* par une translation vers l'avant, entraîne l'allongement de la partie préorbitaire de la face, en particulier des os constituant sa garniture dorsale, les nasaux. De plus, en avant, ceux-ci ne sont pas tronqués comme chez les Lémurinés et surtout les Indrinés chez qui le plan de l'ouverture nasale est très oblique par rapport au plan alvéolaire : on retrouve en effet chez *Megaladapis* un support pour un appendice nasal charnu mais au lieu d'être constitué par deux ailes latérales d'origine prémaxillaire, comme chez les Palaeopropithèques, le soubassement de cet organe mal connu est constitué par les deux nasaux se terminant sagittalement par une pointe recourbée, soutenue par une carène médiane interne. Cette excroissance osseuse déborde vers l'avant le plancher prémaxillaire. Des empreintes vasculaires sinueuses reliant l'orifice supra-orbitaire au bord latéral de l'ouverture nasale sont visibles sur la face externe du maxillaire des crânes âgés, non loin de la suture avec le nasal. Cette irrigation très développée laisse supposer l'existence d'un appendice nasal charnu richement vascularisé, probablement un groin.

Source : MNHN, Paris

4-4. Région temporale.

A côté des caractères typiquement lémuriformes déjà signalés, le temporal montre des dispositions qui rappellent les Indridés et plus particulièrement *Palaeopropithecus* :

— L'écaille porte des orifices nombreux qui se répartissent en trous supra-squameux énormes et en trous supra-glénoïdiens au niveau de la racine transverse de l'apophyse zygomatique. En général, on rencontre les premiers chez les Indridés, dont *Archaeoindris*, et les seconds chez les Lémuridés.

— La suture temporo-malaire de l'arcade zygomatique puissante est courte et présente l'angulation antérieure rencontrée chez les Indrinés et les Palaeopropithécinés.

— Le tympanal ne constitue pas un anneau sur la plus grande partie de son pourtour mais se présente comme un tube conique qui porte sur son rebord interne la membrane tympanique et s'étale à l'extérieur sur le bord inférieur de la partie horizontale du squamosal, en avant sur l'apophyse post-glénoïde et ventralement sur la région externe de la bulle où il s'épaissit et présente des exostoses latérales. Cet étalement à la surface du temporal, moins étendu que chez les *Palaeopropithecus*, est de même nature et rappelle la disposition qu'on voit apparaître et se développer chez les Lorisinés et s'étendre chez les Catarhiniens. Cette extension du tympanal constitue un caractère qui peut évoluer précocement de manière indépendante et peut être présent chez des formes très primitives comme les TARSIIFORMES ou les *Plesiadapis* du Paléocène.

— La fosse glénoïde est percée, au niveau d'une échancrure où l'apophyse glénoïde n'est pas soudée à la bulle, d'un très gros orifice vasculaire qui communique avec le canal post-glénoïdien ; celui-ci se prolonge, derrière l'apophyse, par une gouttière limitée en arrière par le tympanal.

— La cavité tympanique, sans être aussi enfoncée dans le temporal que chez les Palaeopropitbèques, a son plancher qui fait à peine saillie à la base du crâne, sous forme de bulle très aplatie, largement dominée par l'apophyse post-glénoïde très longue. Une crête élevée et aiguë, inféro-externe, se dirige obliquement vers l'apophyse ectoptérygoïdienne, au-delà de l'orifice tubaire.

— Le *recessus* hypotympanique est en partie cloisonné, suivant le mode lémuriforme ; le sinus épitympanique, très vaste, communique avec un antre mastoïdien constitué d'une cellule antrale très volumineuse entourée de cellules péri-antrales nombreuses comme chez *Palaeopropithecus*.

— Sur la face endocrânienne, l'aqueduc de Verga est très allongé et la *fossa subarcuata* est comblée.

4-5. Palais.

L'échancrure palatine, étroite, ne s'étend pas beaucoup vers l'avant au-delà du rebord postérieur des molaires M^3. Ce caractère, non allométrique, primitif, présent chez les Palaeopropithécinés subfossiles et les Cheirogaléidés actuels se retrouve également chez les Plésiadapidés et les Adapidés du Tertiaire.

4-6. Mandibule.

La région angulaire, très étalée, et la branche horizontale allongée, rappellent la mandibule de *Palaeopropithecus*, de même que le condyle muni d'un talon postérieur. Mais le profil antérieur régulièrement concave vers l'extérieur et plus redressé, de même que l'absence de plaque simienne, éloignent les deux genres.

4-7. Molaires inférieures.

Les molaires inférieures sont remarquables par leur allongement mésio-distal et la conservation du trigone fondamental qui constitue la partie antérieure de la dent n'atteint pas la moitié de la longueur de celle-ci comme chez les Palaeopropithécinés : le croissant constitué par l'usure des deux crêtes reliant le paraconide, le protoconide et le métaconide est plus petit que celui qui provient de l'abrasion de l'hypoconide très développé. L'entoconide reste très petit, séparé du protoconide par une profonde dépression qui constitue le fond du bassin du talonide.

Source : MNHN, Paris

4-8. *Moulage endocrânien.*

Le moulage endocrânien montre la domination de la fissuration longitudinale qui est reconnaissable aux reliefs très faibles creusés sur l'endocrâne. L'operculisation du territoire central semble réalisée.

Le rhinencéphale est caractérisé par la présence de bulbes et de *tractus* olfactifs très allongés, logés dans le vestibule de la cavité encéphalique qui dépasse largement le niveau de la paroi frontale vers l'avant.

5. — *Caractères originaux* :

5-1. *Articulation crânio-faciale.*

Nous avons vu que chez les Mammifères, l'évolution était caractérisé par la fermeture de l'angle crânio-facial par suite du basculement du plancher basi-sphénoïde — basi-occipital autour de l'axe vestibien. Chez les Primates supérieurs, ce mécanisme est complété par la brisure de la base du crâne au niveau de la selle turcique et le basculement du *clivus* — basi-occipital vers l'arrière et du *planum* vers l'avant ; le massif facial, repéré par son plan palatin, reste fixe par rapport au plan vestibulo-horizontal.

Chez les Lémuriens où la brisure n'intervient pas, nous avons émis l'hypothèse d'une rotation du massif facial vers le bas sous l'action de la poussée encéphalique.

Chez les Palaeopropithécinés, cette rotation lémurienne est moindre et l'espace compris entre la cavité encéphalique et les fosses nasales est envahi par un sinus qui s'enfonce très profondément en coin, ce qui prouve que la poussée encéphalique ne s'est pas exercée sur le massif facial car le premier effet aurait été de résorber ce sinus.

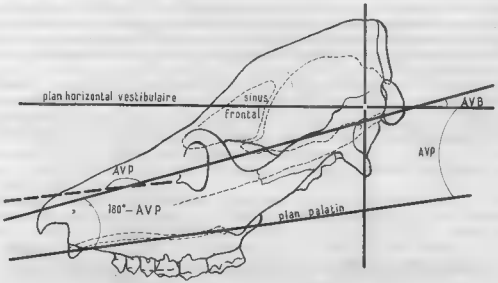
Chez *Megaladapis*, l'angle crânio-facial, non seulement est plus ouvert que chez les Lémuriens classiques, mais dépasse même celui de *Palaeopropithecus* avec une valeur supérieure à 180° : l'angle palato-basicrânien est ouvert vers le haut, disposition unique chez les Lémuriens et qui confère au crâne de *Megaladapis* un profil très particulier qui le fait ressembler à des crânes d'animaux phylogénétiquement très éloignés mais qui présentent plus ou moins cette particularité : *Phascolarctos*, le Koala d'Australie orientale, parmi les Marsupiaux, les Camélidés parmi les Ruminants, *Mycetes*, l'Alouatte, parmi les Cébidés sud-américain, *Rhinopithecus* parmi les Cercopithécoïdés et *Pongo* parmi les Pongidés.

Par la méthode vestibulaire, Delattre et Fénart (1960) ont mis en évidence, à côté de la fixité générale chez la plupart des genres, la possibilité d'une rotation du massif facial autour d'un axe passant au voisinage du nasion interne, à l'avant du sphénoïde (point de concours du profil sagittal régulièrement prolongé, avec le plan du crible ethmoïdal), soit vers le bas — ce serait le cas des Lémuriens en général — soit, plus exceptionnellement vers le haut. On peut démontrer cette rotation par comparaison avec des crânes « normognathes » (*Cameleus*/*Bos*, *Alouatta*/*Ateles*, *Rhinopithecus*/*Semnopithecus*, *Pongo*/*Gorilla*).

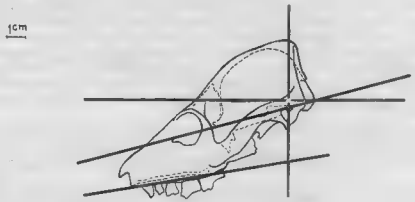
Il faut remarquer que le mouvement est beaucoup plus important chez *Megaladapis* (fig. 72). L'axe de rotation est bien présphénoïdal car le crible présente le même angle que chez les Lémuriens classiques, d'environ 120° avec la base du crâne. La rotation a eu pour effet de soulever l'endoturbinal I, ce qui a permis le développement du second qui prend une extension inhabituelle vers l'avant. Par contre, l'endoturbinal 4 est inexistant, probablement par suite de la disparition du sinus présphénoïdal, remplacé par de l'os spongieux qui assure une meilleure résistance mécanique de la base du crâne très étirée.

La brisure crânio-faciale doit avoir pour effet de casser le profil fronto-nasal qui devrait être concave entre la limite supérieure des fosses nasales et le rebord frontal de la cavité encéphalique ; c'est effectivement ce qu'on aperçoit en coupe sagittale, mais extérieurement, frontaux et pariétaux sont reliés par une courbe peu prononcée par suite de la dissociation des deux tables osseuses du frontal dont la zone interne se creuse d'un très vaste sinus s'étendant très loin en avant : il communique largement avec les fosses nasales, et en profondeur, s'étend jusqu'au crible. Sur le seul exemplaire jeune à notre disposition (fig. 72) le neurocrâne, dépourvu de crête sagittale, est précédé d'une région frontale

Source : MNHN, Paris



Megaladapis edwardsi A.M. nos 5 12002 103



Megaladapis edwardsi menarendraensis A.M. no 5 12002 112

FIG. 72. — *MEGALADAPIS* — Orientation vestibulaire du crâne adulte et jeune.
APB = angle palato-basicranien = 7°
AVB = angle vestibulo-basicranien = 15°
AVP = angle vestibulo-palatin = 8°

concave qui ne s'élève pas au-dessus du niveau de l'orbite qui apparaît en relief sur le profil sagittal comme chez *Palaeopropithecus*. Lorsque le crâne grandit, la table externe du frontal se soulève dans la région interorbitaire sans cependant acquérir la convexité atteinte chez *Archaeoindris*.

La région antérieure de la cavité encéphalique montre l'existence d'un étroit vestibule, en arrière du crible, où sont logés les bulbes et pédoncules olfactifs très allongés. Ce rétrécissement semble être la conséquence de la rotation du massif facial autour d'un axe passant par la région antérieure du crible qui a entraîné le basculement de la région frontale antérieure. Il en est résulté un écrasement de la région frontale de la cavité neurocrânienne.

La morphologie particulière de cette région est aussi la conséquence d'un autre mouvement qui accompagne la rotation de la face : la projection du massif facial qui entraîne l'étirement de la région intermédiaire entre la face et le neurocrâne.

Source : MNHN, Paris

Cet allongement, également perceptible chez *Palaeopropithecus*, porte le crible très en avant de la région frontale comme on peut le constater en comparant un neurocrâne d'*Archaeolemur* et celui de *Megaladapis* qui présentent un contour de la cavité encéphalique très comparable en grandeur (fig. 73). La cavité pituitaire est sensiblement au même niveau et l'élongation concerne le *planum* sur toute sa longueur, puisque les trous optiques présentent sensiblement la même position relative entre le crible et la selle turcique.

Extérieurement, cet étirement se manifeste par l'allongement de la zone où se produit habituellement la constriction post-orbitaire. Chez *Megaladapis*, cette région est considérablement allongée et si la constriction est assez peu marquée, c'est que le sinus frontal, tout entier situé en arrière de l'orbite, elle-même très avancée, s'étend latéralement de part et d'autre du vestibule olfactif qu'il enveloppe

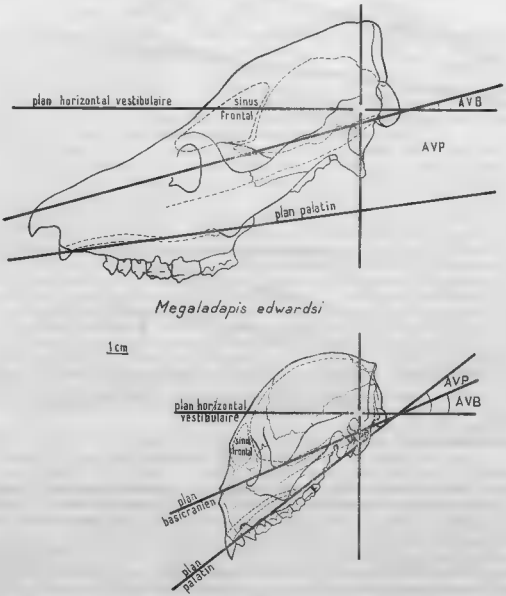


FIG. 73. — *MEGALADAPIS* — Orientation vestibulaire-Comparaison avec *Archaeolemur*.
APB = angle palato-basicranien
AVB = angle vestibulo-basicranien
AVP = angle vestibulo-palatin

Source : MNHN, Paris

comme un manchon. L'extension latérale de ce sinus entraîne l'écartement considérable des orbites et l'élargissement inhabituel de la racine des nasaux.

Par suite de l'avancement des orbites, les nerfs optiques, avant d'atteindre le *chiasma* doivent, à la sortie de l'œil, au fond de l'orbite, emprunter une gouttière dépassant 20 mm de long, creusée sur la face interne de la fosse temporale, puis pénétrer par le trou optique dans un long tunnel creusé longitudinalement dans le corps du sphénoïde. La gouttière est beaucoup plus courte chez l'exemplaire jeune.

La fosse temporale s'allonge considérablement au cours de la croissance, lors de l'étirement de l'isthme neuro-facial qui entraîne le déplacement vers l'avant de la barre post-orbitaire. L'arcade zygomatique, peu convexe vers l'extérieur, s'allonge uniformément comme l'atteste la courbure de la suture jugo-maxillaire lors du passage de la forme jeune à la forme adulte : la racine antérieure de l'arcade, d'une position légèrement postérieure au point le plus bas de l'orbite chez le jeune, passe nettement à l'avant chez l'adulte.

Cette avancée est liée à la protraction exercée par la région alvéolaire : la région orbitaire, située non loin du neurocrâne, bouge peu, tandis que l'arcade dentaire, charpente de l'édifice facial, s'avance par rapport à l'orbite : sur le jeune exemplaire, M^2 est déjà complètement sortie tandis que M^3, qui a presque atteint son énorme taille définitive, forme un gros renflement dans la région antérieure de la fosse temporale dont elle limite considérablement l'extension vers l'avant ; la racine de l'arcade zygomatique est située au niveau du métacone de M^2. Chez l'adulte, l'arcade zygomatique s'inserre au niveau du métacone de M^3 et la fosse temporale est dégagée de toute expansion alvéolaire (fig. 72).

La morphologie si particulière du crâne adulte de *Megaladapis* résulte essentiellement d'un développement ontogénique post-embryonnaire comme l'a mis en évidence l'étude du seul témoin non adulte. La mécanique de ce développement combine deux mouvements distincts : un mouvement de rotation, déjà opéré chez le jeune, affecte surtout l'arcade alvéolaire et la région nasale antérieure, et une projection de l'ensemble de la face vers l'avant, avec étirement de la région post-orbitaire et de la région antérieure du plancher du crâne cérébral. Cette région est consolidée par le développement d'un important sinus frontal limité par une table externe qui assure un raccord progressif entre la face et le neurocrâne.

Ces mécanismes se retrouvent chez les Palaeopropithécinés où ils sont cependant moins marqués. Ils n'impliquent pas nécessairement des relations phylétiques étroites puisqu'on retrouve des phénomènes comparables dans des groupes zoologiques très éloignés comme les Marsupiaux, les Camélidés et les Anthropoïdes.

Pour un régime alimentaire semblable, l'arcade dentaire s'allonge de manière allométrique par rapport à l'augmentation de la taille générale des individus : si l'augmentation du massif facial était homothétique, l'efficacité des dents croîtrait comme une puissance 1 pour les dents coupantes et un carré pour les surfaces broyeuses, tandis que les quantités de nourriture absorbées augmentent comme un cube, parallèlement à la masse corporelle à nourrir. La surface dentaire doit donc croître davantage, ce qui explique la très grande longueur relative de l'arcade alvéolaire des *Megaladapis* et *Palaeopropithecus* par rapport à celles de *Lepilemur* et *Propithecus*.

Mais la longueur du museau ne dépend pas uniquement de la longueur de l'arcade dentaire :

— Chez *Palaeopropithecus*, on peut considérer que l'allométrie au profit des dents est la cause essentielle d'un museau moyennement allongé.

— Chez *Megaladapis*, la région préorbitaire du museau est démesurée par suite du cumul de l'allométrie dentaire et d'une projection de l'arcade dentaire toute entière située en avant de la racine de l'arcade zygomatique.

— Chez *Archaeolemur*, de taille moindre mais cependant très supérieure à celle de tous les Lémuriens actuels, le museau est parmi les plus courts, en valeur relative, par rapport à la longueur maximale du crâne, par la combinaison de deux mécanismes : la longueur de l'arcade dentaire diminue relativement par suite de sa spécialisation poussée (prémolaires sécodontes, molaires bilophodontes) ; son recul vers l'arrière dans la fosse temporale ne laisse qu'une région préorbitaire très courte (fig. 72).

Source : MNHN, Paris

5-2. *Orbites.*

Indépendamment de leur orientation et de leur grand écartement, les orbites présentent une particularité qu'on ne rencontre chez aucun autre Lémurien : le jugal s'étend en avant jusqu'au lacrymal comme chez les LÉMURIFORMES typiques mais il s'étend de plus en arrière du rebord orbitaire et constitue ainsi un plancher qui rejoint l'apophyse du frontal : le lacrymal et le palatin ne sont pas séparés comme chez les formes primitives de Lémuriens par une suture maxillo-frontale, mais par une longue suture jugo-frontale. Cette disposition résulte vraisemblablement d'une compensation à l'avancée de l'arcade alvéolaire qui a entraîné une considérable réduction de la partie post-orbitaire du maxillaire.

5-3. *Temporal.*

L'écaille temporale est particulièrement élevée au point de se souder au néooccipital, ce qui exclut le pariétal du *torus* occipital, disposition qui n'est jamais rencontrée chez les autres Lémuriens.

Le tympanal, très étendu du côté externe où il constitue un conduit auditif, présente une longue apophyse antérieure qui s'engage dans le canal tubaire à la paroi duquel elle se soude, tout en s'épaississant et en se pneumatisant au niveau de l'orifice tubaire. Une semblable expansion ne se retrouve, en moins étendue, que chez *Daubentonia*.

Du point de vue vasculaire, l'entocarotide se distingue par l'absence de la ramification stapédienne. Cette disparition qui se rencontre également chez *Phaner* et est amorcée chez *Palaeopropithecus*, est rare chez les Lémuriens tandis qu'elle est la règle chez les Simiens.

5-4. *Palais.*

En plus de sa forme convexe parallèle à la surface masticatoire des dents jugales, la voûte palatine présente la particularité de posséder une zone losangique allongée suivant le plan sagittal, à cheval sur la suture maxillo-palatine et bien circonscrite par des sutures chez les jeunes adultes. Chez le jeune, ce triangle correspond à une perforation ovale de la voûte palatine, en arrière de la racine postérieure du vomer, très échancré postérieurement. Chez l'adulte, cet orifice semble comblé par un petit processus du vomer qui s'étale horizontalement au niveau de l'ouverture.

5-5. *Mâchoires et dents.*

La dimension croissante des dents de P^3 à M^3 est un fait extrêmement rare chez les Primates mais habituel chez les Ruminants. Chez *Megaladapis*, la dernière molaire M^3 présente une morphologie identique à M^2, avec une taille nettement supérieure.

A la mandibule, la dernière molaire atteint une taille considérable par suite du développement d'un énorme hypoconulide qui ajoute un troisième lobe, du côté distal, aux deux premiers constitués par le trigonide et le talonide, comme chez les Ruminants.

L'élongation de l'arcade dentaire résulte surtout de l'allongement antéro-postérieur des dents distales, complété par un étirement des mâchoires : au maxillaire comme à la mandibule, il existe un diastème surtout très étendu à la mâchoire supérieure où il dépasse dix millimètres : ces deux espaces situés entre C et P^2 et P_2 et P_3 se font face d'une mâchoire à l'autre et constituent une véritable barre qui rappelle, en plus réduit, celle des Herbivores. Notons cependant que, chez ces derniers, à la mâchoire inférieure, le diastème, qui peut atteindre une très grande longueur, est situé entre C et P_2.

Contrairement à l'opinion souvent émise, les dents jugales de *Megaladapis* montrent une certaine tendance à l'usure chez des individus où de nombreuses sutures sont encore distinctes ; les cuspides sont décapitées et laissent apparaître un croissant d'ivoire encadré par deux arcs d'émail : la tendance à l'acquisition de dents sélénodontes existe donc et l'allongement des mâchoires, la présence d'incisives inférieures proclives affrontant un bourrelet gingival, d'une barre, de molaires énormes de tailles croissantes vers l'arrière, constituent des dispositions fortement convergentes avec les Ruminants. Signalons que dans ce groupe d'Herbivores, certains animaux possèdent, comme *Megaladapis*, de longues canines en défense (Tragulidés, *Moschus* chevrotin porte-musc, *Hydropotes*...).

Source : MNHN, Paris

5-6. *Squelette axial.*

Bien que la constitution détaillée de la colonne vertébrale ne soit pas connue, on a récolté de nombreuses vertèbres qui, par la taille et les conditions d'association (grotte d'Andrahomana) doivent être attribuées à *Megaladapis*. Ces vertèbres qu'on peut rattacher au type lémurien primitif des Lémurinés, présentent souvent des modifications importantes.

L'atlas est d'une robustesse inaccoutumée ; il n'est pas aplati longitudinalement comme chez tous les Lémuriens actuels et présente des facettes articulaires très concaves, aux dimensions en rapport avec l'énorme développement des condyles occipitaux. Ces facettes débordent même l'anneau vertébral en avant, augmentant ainsi la longueur de celui-ci. En position latérale, s'étendant dorsalement au-dessus de la cavité neurale, ces cavités glénoïdes constituaient un solide point d'appui pour la base du crâne et favorisaient les mouvements de bas en haut du museau. Cette disposition rappelle l'articulation du crâne des Sangliers et semble confirmer, avec la présence d'un groin, des habitudes fouisseuses.

L'axis, comme toutes les vertèbres de *Megaladapis*, est caractérisé par sa forme trapue, aux larges insertions musculaires. L'articulation avec l'atlas se fait par l'intermédiaire d'une surface tronconique très large. L'apophyse odontoïde courte et à large base, est inclinée ventralement. L'apophyse épineuse constitue une lame sagittale qui dépasse vers l'avant le niveau de l'arc neural.

La colonne dorso-lombaire est très remarquable par la brièveté de ses éléments : alors que chez tous les autres Lémuriens, la longueur antéro-postérieure dépasse le diamètre ventro-dorsal, chez *Megaladapis*, les vertèbres sont aplaties et leur hauteur atteint parfois le double de leur longueur. L'animal devait être extrêmement trapu si le raccourcissement résultant de l'aplatissement des vertèbres n'était pas compensé par l'augmentation de leur nombre. D'autre part, les vertèbres lombaires présentent un aplatissement plus marqué du côté ventral, ce qui leur confère un profil sagittal trapézoïdal et entraîne une courbure ventrale de la colonne vertébrale dans la région postérieure. Les apophyses épineuses, qui constituent des épines sagittales ou des lames de contour carré chez les autres Lémuriens, forment ici une muraille continue, basse et épaisse par suite de la forme presque cubique de ces apophyses.

Enfin, les apophyses transverses permettent un accrochage des vertèbres contiguës d'un type particulier : dirigées à 45° par rapport au corps vertébral, leurs racines se dirigent d'abord vers l'avant où elles s'encastrent sous les apophyses transverses de la vertèbre située antérieurement.

Le *sacrum* est très élargi postérieurement et ses bords latéraux sont parallèles. Il englobe quatre vertèbres, c'est-à-dire au moins une de plus que chez les Lémuriens actuels. Il s'y soude quelquefois une ou deux vertèbres coxygiennes également étalées latéralement. La face dorsale, grossièrement plate, porte une basse muraille sagittale qui prolonge la muraille dorso-lombaire en s'abaissant progressivement vers l'arrière. Or, classiquement, chez les Lémuriens, les épines sacrées restent hautes et s'élèvent même quelquefois.

La dernière vertèbre lombaire s'articule par une facette disposée à 45° par rapport à la face dorsale du *sacrum*. Ventralement, les corps vertébraux sont alignés de telle sorte que leur bord externe décrit une courbe concave tandis que le diamètre ventro-dorsal diminue. La courbure de la colonne lombaire s'accentue donc au niveau du *sacrum* qui plonge fortement en arrière et vers le bas.

Les vertèbres coxygiennes semblent réduites en nombre et l'appendice caudal devait être très court, comme chez les Indris actuels.

5-7. *Squelette zonal.*

Les discussions ont été nombreuses pour les attributions des os des membres. Comme l'a précisé une dernière fois Lamberton (1956), certains gisements du Sud ont fourni en grandes quantités des associations d'os du crâne et des membres d'un unique grand Lémurien, *M. edwardsi*, conformes aux associations recueillies dans la grotte d'Andrahomana et décrites par Lorenz dès 1905. Par analogie, il est facile de déterminer ceux de *M. grandidieri*, de même taille mais uniquement retrouvés dans les gisements du centre, et ceux de *M. madagascariensis*, à plus vaste répartition mais beaucoup plus petits.

Source : MNHN, Paris

Les confusions initiales, datant du début du siècle, basées sur les ossements récoltés à Ampasambazimba où coexistent *M. grandidieri*, *Palaeopropithecus maximus* et *Archaeoindris fontoynonti* sont ainsi mises en évidence et toute ambiguïté est levée pour le genre.

D'une manière générale, les os longs des membres des *Megaladapis* sont caractérisés par leur extrême robustesse : courts à diaphyse épaisse, ils se terminent par des épiphyses volumineuses. C'est à un type Lémurine modifié que se rattachent ces ossements.

L'omoplate se singularise parmi tous les Lémuriens actuels ou subfossiles, par la torsion de son col qui entraîne l'inclinaison, à 45 % du côté ventral, de la surface articulaire de l'épaule.

L'humérus, d'assez grande taille, se reconnaît immédiatement par l'étalement en palette de la région distale de la diaphyse. La tête articulaire, peu saillante, dépasse cependant les tubérosités et donne l'impression d'une articulation solide avec l'épaule, comme chez les arboricoles. L'apophyse distale, percée par un trou épitrochléen, porte des surfaces articulaires élargies transversalement. La cavité olécrânienne est peu profonde.

Le cubitus et le radius sont des os courts, presque rectilignes dans un plan sagittal, comprimés transversalement. L'olécrâne, à peine déjeté vers l'intérieur, est massif. La cavité sigmoïde est profonde et limitée en avant et en arrière par deux becs. Le radius, en lame de couteau à tranchant antérieur, est recourbé vers l'arrière. Sur les deux os, les apophyses styloïdes sont bien développées.

La ceinture pelvienne présente un aspect très caractéristique : les ilions, très aplatis, sont étalés et se terminent par deux pointes recourbées latéralement. Les épines sciatiques et iliaques antéro-inférieures, généralement très saillantes chez les Lémuriens, sont ici à peine marquées. La partie sous-glénoïde est très courte et porte des tubérosités ischiatiques énormes. Par contre, les arcs pubiens sont relativement grêles et la symphyse courte et fragile. Ces caractéristiques semblent indiquer une orientation très redressée du bassin, ce qui cadre bien avec la courbure lombo-sacrée de la colonne vertébrale et la brièveté des membres postérieurs. Les tubérosités ischiatiques dénotent une aptitude à s'asseoir sur l'arrière-train.

Le fémur est extrêmement court et sa diaphyse est aplatie antéro-postérieurement, l'indice d'aplatissement atteignant 2/3. Les deux épiphyses sont très élargies. Le grand trochanter atteint presque le niveau de la tête et le petit trochanter constitue une très grosse tubérosité interne. Quant au troisième, il est au contraire peu marqué. L'épiphyse distale est très élargie.

Le tibia, plus court que le fémur, comme chez tous les Lémuriens, est particulièrement trapu et la largeur de la table atteint le tiers de la longueur. Distalement, la cavité articulaire astragalienne est plus étendue d'avant en arrière que latéralement, contrairement aux autres Lémuriens.

Le péroné est puissant pour un Lémurien.

Le squelette du pied étudié par Lamberton (1949) montre un mélange de caractères de grimpeur et de marcheur. L'astragale, d'une largeur considérable, présente une surface articulaire très allongée sagittalement, ce qui entraîne le raccourcissement du col et de la tête. La gorge est à peine creusée. La facette articulaire tibiale est importante, ce qui est considéré comme lié à une aptitude au grimper.

Les métatarsiens, très allongés, sont rectilignes et dénotent une tendance plus accentuée à la vie terrestre qu'à la vie arboricole. Par contre, les premières phalanges sont courbées.

Les membres des *Megaladapis* sont donc remarquables par leur grande robustesse et la faible longueur des pattes postérieures. De type lémuriforme, ils présentent, en plus d'adaptations particulières, un mélange de caractères habituellement liés soit à un mode de vie marcheur quadrupède terrestre, soit à un mode de vie grimpeur arboricole lent. Il semble bien que les *Megaladapis* aient été des animaux lourds et trapus, passant une large partie de leur temps à terre où, quand ils n'étaient pas assis au repos, ils se déplaçaient à quatre pattes, avec l'arrière-train très surbaissé. Ils devaient déterrer des tubercules avec leur groin fouisseur. Ils étaient également capables de grimper aux arbres mais y étaient probablement peu habiles et complétaient leur alimentation en mangeant des feuilles. Walker (1967), poussant très loin les analogies avec *Phascolarctos*, pense que les *Megaladapis* ont conservé au niveau de leurs membres des dispositions ancestrales lémuriennes qui auraient permis à ces animaux, cependant très massifs, de sauter de branches en branches à la manière du Koala.

Source : MNHN, Paris

6. — *Spéciation.*

Nous avons déjà signalé l'existence de trois espèces. Les deux grandes, *M. grandidieri* (Standing), 1903 et *M. edwardsi* (Grandidier), 1889, en plus de leurs aires de distribution géographique, repe ctivement sur les Hauts-Plateaux pour la première et les basses régions de l'Ouest et du Sud pour la seconde, se différencient par le crâne beaucoup plus étroit, portant des molaires de petite taille pour la première, et divers détails anatomiques qui intéressent surtout les membres. Les études comparatives détaillées de Lamberton (1934) ont mis en évidence, pour *M. edwardsi*, l'existence de races géographiques au nombre de trois au moins.

M. e. ampoxaensis récoltée dans les gisements de l'Ouest, probablement le type de l'espèce défini par Grandidier à partir de molaires récoltées à Lamboharano, situé non loin d'Ampoza, est d'allure légèrement plus grêle, avec un long diastème, et fait le passage entre les formes du Sud plus massives et l'espèce des Hauts-Plateaux.

M. e. menarandraensis, récoltée dans les gisements côtiers du Sud-Ouest (surtout situés à proximité du cours inférieur du fleuve Menarandra) constitue une forme moins massive que celle du Sud-Est, avec un profil plus brisé et un museau plus allongé.

M. e. andrahomanaensis, provenant de la région de Fort-Dauphin, est la plus trapue, la plus courte des trois formes.

La petite forme, *M. madagascariensis* Forsyth-Major, 1894 ne se distingue des deux autres espèces que par la taille : la longueur maximale ne dépasse pas 250 mm alors qu'elle excède généralement 300 mm chez les deux autres. Beaucoup plus rare, cette espèce se rencontre à la fois dans les gisements côtiers de l'Ouest et du Sud-Ouest, dans les gisements du Centre et également dans le Nord-Ouest : grottes de l'Ankarana et Majunga.

7. — *Relations phylogénétiques des Megaladapis*

Le squelette de *Megaladapis* présente une mosaïque de caractères très primitifs (crêtes puissantes, réduction relative du neurocrâne...) et de caractères très évolués (tympanal, réduction des incisives, disparition de l'artère stapédienne...) qu'on retrouve pour la plupart chez les Palaeopropithécinés.

En fait, l'analyse précédente nous a montré que les ressemblances entre ces groupes peuvent se distinguer de la manière suivante :

— caractères primitifs correspondant à l'archétype Lémurien dont les Lémurinés constituent les représentants actuels les plus typiques (molaires, temporal).

— caractères évolués de Lépilémurinés qui possèdent, malgré leur dentition de Lémuridés, de nombreux caractères d'Indridés qu'on retrouve souvent chez *Palaeopropithecus* (incisives supérieures, articulation temporo-mandibulaire...).

— convergences allométriques liées à l'accroissement considérable de la taille comme chez les Palaeopropithécinés (longueur du massif facial, développement des insertions musculaires...).

— convergences de caractères évolués qui se retrouvent chez les Palaeopropithécinés mais également chez d'autres groupes de Primates (développement d'un conduit auditif d'origine tympanale, disparition de la *fossa arcuata*...).

— caractères particuliers au genre (ouverture de l'angle basicrânien, élongation de la région post-orbitaire, projection de l'arcade dentaire, constitution de l'orbite...).

C'est pourquoi, malgré la morphologie inhabituelle de cet animal, nous nous rangeons à l'avis de Gregory, 1915, Simpson, 1945, qui considèrent que les *Megaladapis* sont des Lémuridés, et pensons qu'ils présentent un cas de convergence, surtout lié à un phénomène d'allométrie, avec les Palaeopropithécinés. La sous-famille monogénérique des Mégaladapinés, Flower et Lyddeker, 1891, est aux Lépilémurinés ce que les Palaeopropithécinés sont aux Indrinés (fig. 74).

Source : MNHN, Paris

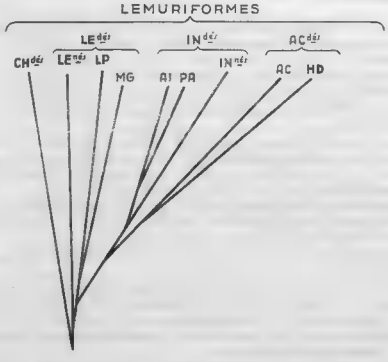


FIG. 74. — *MEGALADAPIS* : position phylogénique parmi les LEMURIFORMES.
AC : *Archaeolemur*, AC des : Archaeolémuridés, AI : *Archaeoindris*, CH des : Cheirogaleidés, HD : *Hadropithecus*, IN des : Indrinés, IN des : Indridés, LE des : Lémurinés, LE des : Lémuridés, LP : *Lepilemur*, MG : *Megaladapis*, PA : *Palaeopropithecus*.

b-6. — *Daubentonia* GEOFFROY, 1795.

Nous sommes à nouveau en présence d'un animal étrange dont l'aspect, au premier abord, l'éloigne des Lémuriens et même des Primates.

Sonnerat est le premier à signaler et décrire l'animal et en embarque un couple vivant. Un seul exemplaire, naturalisé, parvient à Paris où il est examiné par Buffon qui le considère comme un Écureuil rappelant un Tarsier dont l'appartenance aux Primates n'était pas encore soupçonnée. Gmelin en 1788 le range dans le genre *Sciurus*, ce que Cuvier confirme, en extrayant le crâne de la peau, tout en lui reconnaissant des affinités avec les caractères de Primates qui le conduisent à créer un nouveau genre, *Cheiromys*. C'est Schreber qui, le premier, en se basant sur la morphologie des membres, affirme l'appartenance de *Daubentonia* aux Lémuriens, et même au genre *Lemur* (*L. psilodactylus*).

Il faut attendre 1859, date de l'arrivée en Europe d'un nouvel exemplaire, pour que les études reprennent et aboutissent à la monographie classique de *Daubentonia* par Owen (1863).

Par la suite, ce genre aberrant n'a cessé d'attirer l'attention des zoologistes, puis des paléontologistes, et de nombreuses études se sont succédées de la fin du XIX^e^ siècle jusqu'à nos jours.

Les discussions ne sont pas closes car la position systématique de *Daubentonia* au sein des Lémuriens fait l'objet d'interprétations variées (tab. 30).

D'autre part, les relations avec un groupe de Lémuriens paléocènes et éocènes, les Plésiadapidés, sont interprétées de manière variable.

Plutôt que de réaliser une étude monographique, nous nous efforcerons, comme précédemment, de souligner les affinités de *Daubentonia* avec les autres groupes de Lémuriens.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 30. — *Daubentonia* — Position taxonomique du genre.

Auteurs	*Sous-ordre*	*Infraordre*	*Superfamille*	*Famille*
GREGORY, 1915	Lemuroidea	Lémuriformes		
HILL, 1953	Lemuroidea			
PIVETEAU, 1957	Prosimii	Lémuriformes		Daubentoniidae GRAY, 1870
SIMPSON, 1945				
LE GROS CLARCK, 1959	Prosimii	Lémuriformes	Daubentonioidea GILL, 1872	
VALLOIS, 1955	Lemuroidea	Daubentoniiformes		

1. — *Caractères de Lémurien lémuriforme.*

1-1. *Orbite.*

L'orbite communique largement avec la fosse temporale et ne présente aucune tendance à un cloisonnement postérieur.

Du côté externe, une barre post-orbitaire complète limite l'orbite vers l'extérieur.

Le rebord orbitaire inférieur est constitué par le malaire qui se prolonge jusqu'au niveau du lacrymal. Celui-ci, relativement grand, est percé d'un orifice lacrymal de grande taille, situé nettement en avant de la *crista posterior*.

La paroi interne montre une très longue suture fronto-maxillaire qui sépare le lacrymal du palatin, dont la partie prénaso-palatine ne s'allonge pas en direction du lacrymal.

On retrouve donc une structure primitive également conservée chez certains Lémuridés (*Hapalemur*) et les Indridés.

1-2. *Temporal.*

Par de nombreux caractères, le temporal ressemble à celui des LÉMURIFORMES.

Le tympanal est constitué par un anneau libre dans sa région ventrale et solidement fixé par son bras antérieur.

Les bulles auditives, très renflées, correspondent essentiellement au *recessus* hypotympanique subdivisé en trois diverticules D_1, D_2, et D_3 par deux cloisons orthogonales incomplètes, comme chez les Lémuridés typiques. Le *recessus* épitympanique communique avec un antre mastoïdien de vastes dimensions, qui rappelle plutôt les Indridés.

L'apophyse ectoptérygoïde prend appui sur la bulle en ménageant un gros orifice ptérygo-spineux au niveau du trou ovale.

Du côté endrocrânien, la suture pétro-squameuse est recouverte par un aqueduc de Verga très étendu.

Les canaux vasculaires, nerveux et musculaires rappellent étroitement ceux des Lémurs et les systèmes carotidiens et jugulaires présentent le même plan. L'orifice carotidien, par lequel pénètre également le nerf de Jacobson, est situé en position postérieure par rapport à la bulle, tandis que le trou déchiré postérieur, divisé en deux par l'épine jugulaire, est situé au même niveau dans la suture pétro-basi-occipitale. Malgré la modification de la forme de l'apophyse post-glénoïde, on reconnaît un orifice secondaire du canal post-glénoïdien comme chez les Indrinés actuels.

La plupart de ces caractères correspondent à des dispositions primitives chez les Lémuriens.

Source : MNHN, Paris

Les nombreuses ressemblances avec les Lémurs, auxquelles sont associées des spécialisations très particulières, ont conduit Saban (1963) à considérer les *Daubentonia* comme des représentants de la famille des Daubentoniidés, au sein des LÉMURIFORMES.

1-3. *Membres.*

Par la forme des coussinets interdigitaux CI à CIV, petits mais aplatis, les régions distales des autopodes de *Daubentonia* se rattachent aux Lémurinés. L'absence de coussinets proximaux, représentés seulement par des verrues aplaties dépourvues de crêtes, indique un stade plus primitif que chez ces derniers.

Les os des membres longs montrent des dispositions typiquement lémuriennes (foramen sus-épitrochléen à l'humérus, troisième trochanter au fémur) et rappellent ceux des Lémurs. Il faut signaler que l'apophyse distale du cubitus est considérablement élargie, davantage même que chez *Megaladapis*.

Bras et avant-bras sont égaux et l'indice intermembral (II = 71) est voisin de celui des Lémurs.

A la main, le pouce est pseudo-opposable et la disposition du carpe est typiquement lémurienne : l'os central, déplacé vers le centre du carpe, est en contact avec l'os crochu, supprimant la liaison mammalienne de base entre le grand os et le semi-lunaire, en liaison avec une grande divergence du pouce. Le métacarpien et les phalanges de celui-ci sont beaucoup plus robustes que les os homologues des autres doigts. A la main comme au pied, c'est le doigt IV le plus long.

Au pied, ni le *calcaneum* ni l'astragale ne sont allongés, et les divers segments présentent les mêmes rapports que chez les Lémurs.

Du point de vue de la locomotion, le Aye Aye est un quadrupède arboricole sauteur qui court sur les branches horizontales et saute de l'une à l'autre avec la queue redressée comme les Lémurs. S'il paraît un peu moins habile que ces derniers, son aptitude à grimper le long des troncs verticaux est plus grande.

Ainsi, par le mode de locomotion et l'anatomie de son squelette zonal, *Daubentonia* s'est éloigné du type grimpeur vertical-sauteur considéré comme primitif chez les Primates par Walker (1967), pour acquérir comme chez les Lémurs, un type quadrupède arboricole vif.

1-4. *Morphologie externe.*

— Les vibrisses faciales, courtes, sont toutes présentes mais la touffe carpale des Cheirogaléidés et des Lémuridés typiques manque.

— L'oreille ne peut se comparer, malgré sa grande taille, à celle des galagidés dont elle ne possède pas les spécialisations : le pavillon membraneux n'est bordé par un *helix* que dans la base de sa région antérieure comme chez les Carnivores et les Ruminants et s'apparente au type le plus simple, réalisé chez les Cheirogaléidés.

— Le pénis porte des épines cornées nombreuses au niveau du gland. Il est soutenu par un *baculum* indivis, beaucoup plus grand que chez les Lémuriens actuels, et affecté d'une double courbure.

— Le clitoris, court, n'est pas traversé par le canal urétral qui s'ouvre à sa base.

1-5. *Anatomie.*

Aussi bien par le plan d'organisation des divers systèmes que par de nombreux détails anatomiques, les *Daubentonia* évoquent des dispositions réalisées chez les Lémuriens malgaches, généralement les plus primitifs. Parmi les détails significatifs, signalons :

— La *sublingua* bien développée, portant ici en avant un crochet, en relation avec la spécialisation des incisives,

— L'*ansa coli* en U,

La placentation est de type épithéliochorial avec des villosités régulièrement réparties sur la presque totalité de la surface du chorion, dispositions primitives qui se rencontrent chez les autres Lémuriens ainsi que chez les Ongulés.

Source : MNHN, Paris

1-6. *Biologie.*

L'animal vit solitaire et ne présente qu'une activité nocturne comme la plupart des Lémuriens actuels.

Chaque portée ne comporte qu'un jeune comme chez les Lémurinés typiques et les Indridés.

1-7. *Conclusion.*

Tous ces caractères rapprochent incontestablement *Daubentonia* des LÉMURIFORMES malgaches. Dans la plupart des cas, ce sont les dispositions les plus primitives qui sont conservées. Il est très remarquable qu'en analyse factorielle, ce genre soit confondu avec les Indridés, dont il possède les proportions céphaliques, intermédiaires entre *Propithecus* et *Lichanotus*, par suite d'un phénomène de convergence extraordinaire.

2. — *Caractères propres aux Daubentonia.*

A côté de caractères qui dénotent une évolution extrêmement poussée dans des directions originales, d'autres correspondent à des réalisations plus archaïques que chez tout autre Lémurien actuel.

2-1. *Caractères primitifs.*

Ongles.

Tous les doigts, à la main comme au pied, portent de longues griffes, à l'exception de l'*hallux*. On retrouve exactement la même disposition chez les Hapalidés *Callithrix* et *Leontocebus*, les plus primitifs des Platyrhiniens.

Les travaux histologiques de Le Gros Clark (1936) ont montré qu'il n'est pas possible de faire dériver les griffes de *Daubentonia* et des Hapalidés d'ongles plats : en effet, les ongles vrais ne possèdent que la couche superficielle des griffes des Tupaioidés et des Mammifères non-Primates, l'épaisse couche profonde assurant la résistance mécanique ayant disparu. Or celle-ci est encore présente, très épaisse chez *Daubentonia*, mince chez les Hapalidés.

La présence de griffes chez les Lémuriens — c'est également vrai pour la griffe du doigt II du pied — correspondrait donc à la rétention d'un caractère archaïque, particulièrement marqué chez *Daubentonia* où il n'existe qu'un seul ongle plat. La présence de griffes portées par l'extrémité comprimée des phalanges distales n'est connue avec certitude chez les Primates du début du Tertiaire que chez *Anagale*, classé avec les Tupaioidés. Chez *Notharctus*, Lémurien éocène Nord-Américain, on suppose que l'unique phalange distale complète découverte portait un ongle long et comprimé latéralement qui peut être considéré comme un intermédiaire entre les griffes des Mammifères inférieurs et les ongles plats des Lémuriens modernes.

Mamelles.

Chez les Lémuriens, les mamelles sont au nombre de deux ou trois paires, une paire pectorale et une ou deux paires abdominales, chez les Cheirogaléidés et les LORISIFORMES. Chez les formes évoluées de ce point de vue, il n'en persiste qu'une seule paire en position pectorale. Chez *Daubentonia*, il n'existe qu'une seule paire de mamelles mais elles sont inguinales, situées quelques centimètres en avant de la vulve. De telles mamelles, en position postéro-ventrale, sont très fréquentes chez les Mammifères inférieurs (Ongulés, Insectivores, Canidés...).

Cornets.

Les fosses nasales, très larges et courtes, sont envahies par des cornets ethmoïdaux qui sont en surnombre par rapport à la disposition habituellement rencontrée chez les Lémuriens : au maxillo-

Source : MNHN, Paris

turbinal qui se prolonge très loin en arrière jusqu'à l'entrée du canal naso-pharyngien, et au naso-turbinal dont les volutes réduites ne pénètrent pas dans les sinus frontaux ou maxillaires, s'ajoutent les endoturbinaux et les ectoturbinaux. Les premiers, dont le plus antérieur est le plus développé, sont au nombre de cinq, ce qui ne se retrouve que chez *Indri* parmi les Lémuriens ; les seconds comportent aussi un élément supplémentaire.

Encéphale.

L'encéphale de *Daubentonia* a fait l'objet de multiples études parmi lesquelles il faut citer celles d'Owen (1886), Elliot-Smith (1902) et Anthony (1928). En effet, cet animal présente le très grand intérêt d'être l'unique Primate vivant chez qui l'operculisation du territoire central n'a pas commencé.

Si les sillons néopalliaux sont variables avec les individus, on distingue cependant nettement un profond sillon arqué qui correspond à la *supra-sylvia* en avant et la *postsylvia* (parallèle) en arrière (fig. 75). En avant, un petit sillon courbé, qui correspond à la fronto-orbitaire des autres Lémuriens, peut être assimilé à la *praesylvia*. Il existe donc un territoire central externe, limité par les trois sillons précédents et ventralement par les scissures rhinales qui le séparent du rhinencéphale bien développé. Un sillon, la *pseudo-sylvia*, le parcourt obliquement.

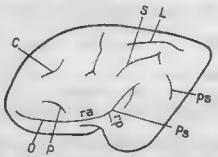


Fig. 75. — *DAUBENTONIA* : encéphale — vue latérale externe gauche.
(d'après Anthony in Friant — 1970)
C : coronal (*sulcus rectus*), L : latéral (intrapariétal), O : orbitaire, P : *praesylvia* (fronto-orbitaire), ps : *postsylvia* (parallèle), PS : *pseudo-sylvia*, ra-rp : scissures rhinales antérieure et postérieure, S : *supra-sylvia*.

Sur la face externe du *neopallium*, le territoire périphérique porte un court sillon antérieur le coronal (*sulcus rectus*) largement séparé du latéral (intrapariétal) qui s'étend vers l'arrière.

Le *neopallium* de *Daubentonia* ne diffère de celui des non-Primates que par la présence de la rétrocalcarine.

Caryotype.

Avec un nombre de chromosomes à $2N = 48$ tous acrocentriques, le caryotype de *Daubentonia*, d'une formule très primitive, ne se rattache à aucun autre caryotype par le nombre fondamental.

Parmi des particularités du même ordre, citons la nature de l'émail (Carter, 1922) dont la structure microcristalline est différente de celle des Lémuriens : il n'existe pas de tubes situés dans le prolongement des tubes de la dentine qui pénètrent dans l'émail. Signalons également que la région frontale est constituée de deux os frontaux qui ne présentent aucune tendance à se souder.

Il a été signalé l'existence d'un « sphincter marsupial », bande musculaire passant sous la région génitale et déterminant un repli cutané semblable à celui des Lorisidés et qui a été considéré comme le vestige d'un repli marsupial.

2.2 *Caractères évolués.*

Daubentonia est un animal extraordinaire par sa dentition et ses mains.

Source : MNHN, Paris

Appareil masticatoire et régime alimentaire.

Formule dentaire.

La formule dentaire de *Daubentonia* est caractérisée par la réduction du nombre des dents, réduction plus poussée encore chez l'adulte que chez le jeune à dentition lactéale :

dentition lactéale $I_1 \frac{2}{2}$; $C_1 \frac{1}{0}$; $M_1 \frac{2}{2}$

dentition définitive $I \frac{1}{1}$; $C \frac{0}{0}$; $P \frac{1}{0}$; $M \frac{3}{3}$

Certains auteurs (Gregory, 1915) qui considèrent que le peigne dentaire des Indrinés est constitué d'une incisive et de la canine, pensent également que la dent antérieure de la mandibule est une canine. D'autres se demandent si c'est I^1 ou I^2, I_1 ou I_2 qui persiste. Il est très difficile d'apporter une réponse à ces questions car il n'existe aucun document fossile à même de donner des indications. L'observation de l'éruption des dents définitives montre que la grosse dent pointe à chaque mâchoire entre les deux dents lactéales antérieures. La dent supérieure est une incisive puisque portée par le prémaxillaire. Selon l'interprétation choisie pour la deuxième dent lactéale mandibulaire (I_2 ou C), on considère la dent définitive comme une incisive ou une canine. La position très antérieure de cette dent nous fait préférer la première solution, ce qui entraîne les formules dentaires proposées ci-dessus.

Cette formule représente un cas de convergence remarquable avec celle des Rongeurs, convergence d'autant plus parfaite que les incisives par leur forme, leur structure, leur mode de croissance et d'usure ont toutes les caractéristiques de cet ordre de Mammifères inférieurs : en effet, on retrouve la réduction du nombre des incisives (notons que chez les Rongeurs, les incisives définitives sont considérées comme I^2 et I_2), et des prémolaires, associée à la présence d'une barre aussi longue que la série des dents jugales.

Incisives.

Elles ressemblent à s'y méprendre à des dents de Rongeurs, ce qui avait tout d'abord fait placer *Daubentonia* dans le genre *Sciurus*, l'Écureuil.

Les incisives supérieures ont une racine très allongée qui prolonge la couronne par un tube en quart de cercle jusqu'au niveau de P^4-M^1 et qui s'ouvre par une large ouverture pulpaire : la dent est à croissance continue. Très aplaties latéralement, elles convergent vers le plan sagittal et vers le bas, ce qui rend leur extrémité contiguë.

La surface d'usure est concave et se termine du côté lingual presqu'au niveau alvéolaire. Le bord antérieur, convexe, est seul revêtu d'une couche d'émail qui disparaît sur les flancs et la face linguale, comme chez les Rongeurs.

Les incisives inférieures, plus grandes, ont la même forme et une structure identique.

L'usure se fait suivant le même mécanisme que chez les Rongeurs, par des mouvements longitudinaux de la mandibule. Ces mouvements sont rendus possibles par la forme des surfaces articulaires temporo-mandibulaires. La surface glénoïde, presque plate, légèrement creusée par une gouttière parasagittale, n'est pas interrompue comme chez les Indrinés par l'apophyse post-glénoïde dressée perpendiculairement. En effet, celle-ci ne fait pas la moindre saillie par rapport à la surface articulaire qui se prolonge très loin en arrière, jusqu'au niveau du méat auditif qu'elle surplombe.

Parallèlement, le condyle mandibulaire est porté par une branche montante située très en oblique par rapport à la branche horizontale. Le condyle, allongé antéro-postérieurement, se raccorde à l'échancrure sigmoïde peu marquée à laquelle fait suite, vers l'avant, une apophyse coronoïde basse et massive.

Ces dents sont utilisées pour couper ou déchiqueter le bois lors de la recherche de larves xylophages dont les *Daubentonia* sont friands, ou pour décortiquer des péricarpes ligneux de fruits comme la noix de coco.

La réduction dentaire a pour conséquence l'extrême raccourcissement du massif facial. C'est

Source : MNHN, Paris

pour cette raison qu'en analyse factorielle, *Daubentonia* et *Lichanotus* sont si voisins. Mais il s'agit là d'un phénomène de convergence car ces formes, craniologiquement semblables pour les 33 variables choisies, correspondent en réalité à des architectures crâniennes très différentes pour le massif facial.

Le prémaxillaire qui porte l'énorme incisive rongeuse est très étendu latéralement et vers le haut, au détriment du maxillaire. Celui-ci perd le contact avec le frontal et le nasal en se terminant par une pointe qui ne touche que la moitié inférieure du lacrymal. Le prémaxillaire jouxte le lacrymal dans sa moitié supérieure, le frontal et le nasal sur la totalité de son bord latéral. Cette disposition liée au grand développement des incisives se retrouve également chez les Rongeurs.

Dents jugales.

Réduites en nombre — il n'y a plus qu'une seule prémolaire P^4 — les dents jugales sont également réduites en dimensions. P^4 est beaucoup plus petite que M^1 et M^2, subégales et carrées, tandis que M^3 est légèrement moins grande que les deux premières molaires. A la mandibule, M_1 arrondie en avant est suivie de M_2 et M_3 à contour plus ou moins carré.

La surface des couronnes est très plate et ne porte pas de cuspides distinctes. Un sillon longitudinal partage chaque molaire en deux moitiés : la moitié linguale, à laquelle correspond une unique et forte racine, semble indivise ; la moitié vestibulaire présente sur les molaires supérieures un sillon à peine marqué qui délimite deux cuspides très mal différenciées, correspondant chacune à une racine ; sur les molaires mandibulaires, de taille plus grande, ce sillon n'existe pas.

La prémolaire P^4, carrée, correspond à un quart de molaire situé dans le prolongement de la moitié linguale de M^1.

Main.

La main, et à un titre moindre le pied, sont remarquables par leur étroitesse et leur allongement extrême : l'indice de longueur de la main

$$IM = 100 \frac{\text{longueur totale de la main}}{\text{humérus} + \text{radius} + \text{longueur de la main}} = 42$$

est le plus élevé des Primates actuels ; seul celui de *Tarsius* l'approche (IM = 40), les autres en étant très éloignés (*Lichanotus* : IM = 34).

Le doigt III, très allongé mais légèrement plus court que le doigt IV, possède une particularité unique chez les Primates et même chez les Mammifères : le métacarpien III, beaucoup plus long, dépasse le niveau de la paume de la main comme le montre la bosse correspondant à l'articulation avec la phalange proximale. Cette disposition assure une mobilité exceptionnelle au doigt III qui est d'une gracilité extrême, avec une dernière phalange très courte. L'animal se sert de ce doigt très spécialisé pour repérer, par percussion, comme les Pics avec leur bec, les galeries creusées dans le bois par les larves xylophages (*Oryctes*). Ce doigt sert également à extirper la proie après que la galerie ait été éventrée par les incisives, et à recueillir les liquides peu accessibles à la langue comme le lait des noix de coco.

Autres particularités anatomiques.

Temporal.

Déjà remarquable par l'effacement de l'apophyse post-glénoïde, le temporal se singularise également par la grande hauteur de l'écaille et le raccourcissement de la partie temporale de l'apophyse zygomatique : la suture temporo-malaire, sub-rectiligne, est très redressée et la pointe antérieure du temporal reste très en arrière de l'apophyse post-orbitaire.

Le tympanal se prolonge en avant et en bas par une longue épine qui s'engage dans le canal tubaire, rappelant l'apophyse antérieure du tympanal de *Megaladapis* chez qui elle est beaucoup plus développée.

Source : MNHN, Paris

Sphénoïde.

Le sphénoïde présente deux particularités :

— sa pneumatisation qui envahit tout le corps de l'os, y compris le post-sphénoïde, jusqu'au niveau de la suture basi-sphénoïde — basi-occipitale, et la racine de l'alisphénoïde ;

— la fosse pituitaire, extrêmement profonde, qui s'enfonce dans le sinus sphénoïdal sous le *clivus* légèrement surplombant. L'ouverture est ovale avec le grand axe transversal, disposition inverse de celle réalisée chez les Lémuriens actuels. Le volume de l'hypophyse est supérieur à celui des Lémuriens de taille semblable (LAMBERTON, 1952).

Pharynx.

Parmi les Lémuriens, le pharynx de *Daubentonia* est le plus évolué par rapport à la structure primitive réalisée chez *Tarsius* et les LORISIFORMES (KOLLMANN et PAPIN, 1914).

Rappelons que chez ces derniers, l'épiglotte est largement saillante dans la cavité pharyngienne où elle limite le ventricule de Morgani (fig. 76). Chez les Lémuriens malgaches, il se développe un fort bourrelet musculaire dû au développement du muscle thyro-aryténoïdien supérieur sur lequel se dresse la saillie de la bande ventriculaire. Au dessus de cette bande musculaire, l'épiglotte se résorbe au niveau du vestibule et il ne subsiste, de la région distale du cartilage, que deux petits îlôts dont le proximal, le cartilage de Wrisberg, est situé à la base du repli ary-thyroïdien. Chez *Daubentonia*, la bande musculaire a pris un tel développement que le vestibule et le ventricule de Morgani n'apparaissent plus que sous forme de sillons à la surface d'une bande musculaire où repli ary-thyroïdien et bande ventriculaire sont peu distincts.

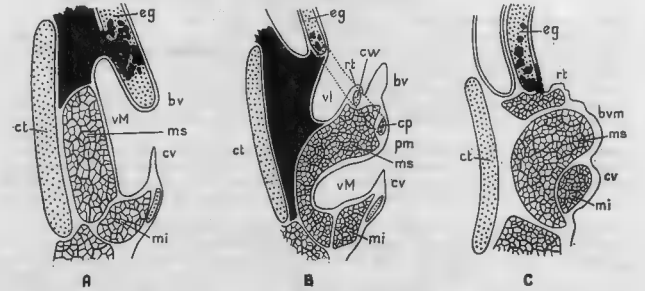


FIG. 76. — LÉMURIENS : Schéma d'une coupe frontale du larynx.

A : TARSIIFORMES et LORISIFORMES

B : LEMURIFORMES (*Hapalemur*)

C : *Daubentonia*

bv : bande ventriculaire, bvm : bande ventriculaire et pli musculaire soudés, cp : cartilage du pli musculaire, cw : cartilage de WRISBERG, ct : cartilage thyroïde, cv : corde vocale, eg : épiglotte, mi et ms : muscles thyro-aryténoïdiens inférieur et supérieur, pm : pli musculaire, rt : repli ary-thyroïdien, vl : vestibule du larynx, vM : vestibule de MORGANI, en noir : tissu glandulaire.

(d'après KOLLMANN et PAPIN, 1914)

Source : MNHN, Paris

Vésicules séminales

Daubentonia est l'unique Primate dépourvu de vésicules séminales.

3. — *Représentants subfossiles.*

Le gisement de Lamboharana, sur la côte Ouest de Madagascar, a livré des incisives de grande taille attribuées à un *Daubentonia* plus grand et plus robuste que la forme actuelle (Grandidier, 1928). Lamberton a ultérieurement découvert un squelette complet à l'exception du crâne entièrement manquant, à Tsirave, également sur la côte Ouest, et deux humérus identiques à ceux du précédent gisement, à Anavoha, plus au Sud. Il les a attribué à une nouvelle espèce, *D. robustus*, 1934.

Ces ossements ne diffèrent de ceux de la forme actuelle que par les proportions : ils sont nettement plus gros et épais. La présence des incisives et du métacarpien III, caractéristiques du genre, indique un mode de vie semblable. L'animal, plus lourd, avait les membres antérieurs plus courts comme c'est souvent le cas pour les grandes formes : alors que le rapport de la longueur (humérus + radius) de la forme subfossile à celle des mêmes os de la forme actuelle est égale à 137, le rapport de la longueur (fémur + tibia) de *D. madagascariensis* à celle de *D. robustus* n'atteint que 119.

Il est intéressant de noter que si la forme actuelle de *Daubentonia* n'est présente que dans les forêts côtières de l'Est, entre Antalaha et Mananjara, et au Nord-Ouest, entre Ambilobe et Analalava, la forme subfossile a été retrouvée dans les régions basses de l'Ouest et du Sud-Ouest (fig. 77).

Fig. 77. — *DAUBENTONIA* : répartition géographique.
Formes actuelles *D. madagascariensis* ::::
Formes subfossiles *D. robustus* ●

Source : MNHN, Paris

Enfin, les incisives recueillies par Grandidier dans un gisement où se trouve associée la faune subfossile à grands Lémuriens (*Megaladapis*, *Palaeopropithecus*), Ratites géants (*Aepyornis*), Tortues colossales et Hippopotame nain, présentent un trou correspondant à une perforation intentionnelle d'origine humaine qui fait penser que ces dents ont été utilisées comme pendentif à vocation sacrée ou ornementale.

4. — *Conclusion.*

A côté de caractères très primitifs (griffes, cloison orbitaire interne, fosses nasales, cerveau non operculisé), on trouve des caractères lémuriformes extrêmement nombreux et précis (temporal, orbite, membres, en particulier le carpe) qui nous font penser que la famille des Daubentoniidés appartient aux LÉMURIFORMES. Cependant, parmi les spécialisations qui caractérisent le genre, les particularités de l'appareil masticateur montrent des orientations qui vont dans un sens différent des tendances lémuriennes et même parfois à l'encontre (développement des incisives qu'on ne retrouve, sous une forme très différente, que chez les Archaeolémuridés). C'est pourquoi, nous suivons l'opinion de Simpson (1945) qui classe les Daubentoniidés dans la superfamille des Daubentonioidea, à côté des Lémuroïdea, dans l'infraordre des LÉMURIFORMES qui, avec les LORISIFORMES, constituent le sous-ordre des Prosimii.

La prédominance de caractères ancestraux laisse penser que les Daubentoniidés sont probablement des formes très anciennes qui se sont détachées du tronc commun des LÉMURIFORMES à une époque très reculée, vraisemblablement avant la différenciation des LORISIFORMES, déjà représentés en Afrique au Miocène. Il est beaucoup plus improbable que le rameau des Daubentoniidés se soit détaché postérieurement à l'isolement des LEMURIFORMES typiques à Madagascar.

b. 7 — *Adapis et les Adapidés s.l. éocènes (Adapidés-Notharctidés).*

Les dépôts paléocènes et éocènes d'Amérique du Nord et d'Europe occidentale ont fourni, parfois en grande abondance dans certains sites, des dents, des maxillaires et des mandibules, plus rarement des crânes bien conservés, et exceptionnellement des squelettes entiers d'animaux encore voisins des Rongeurs et des Insectivores mais qui montrent des adaptations à l'arboricolisme, associées à un grand développement du neurocrâne. Ce matériel, sur lequel se sont penchés les plus grands paléontologistes, a fait l'objet de très nombreuses études justifiées par son grand intérêt évolutif puisque ces Primates primitifs sont situés près de la souche ancestrale des Prosimiens, Tarsiers, Singes actuels et Hominidés.

Parmi ces fossiles, à côté des formes à caractères de Tarsioïdes déjà bien marqués (Omomyidés, Anaptomorphidés, Nécrolémuridés...), et des formes à spécialisation avancées, en particulier dentaires (Plésiadapidés, Carpolestidés...), les Adapidés et les Notharctidés, par leurs caractères de Mammifères primitifs à tendances lémuriformes, semblent les plus voisins des Lémuriens actuels.

Les Adapidés s.l. apparaissent au début de l'Eocène, au Cuisien et s'éteignent à la fin du Ludien.

Les gisements se répartissent en France (région de Reims, phosphorites du Quercy), Suisse, Allemagne, Belgique et bassin londonien d'une part, États-Unis (essentiellement dans le Wyoming, le Montana et le Nouveau Mexique) d'autre part.

Tandis que certains genres des groupes paléocènes ont une large répartition sur les deux continents (*Plesiadapis*), il semble que les échanges aient été beaucoup moins aisés à l'Eocène et les groupes de cette époque semblent évoluer parallèlement sur les deux continents, caractérisés par les faunes distinctes.

Europe : Adapidés
Nécrolémuridés

Amérique du Nord : Notharctidés
Anaptomorphidés
Omomyidés.

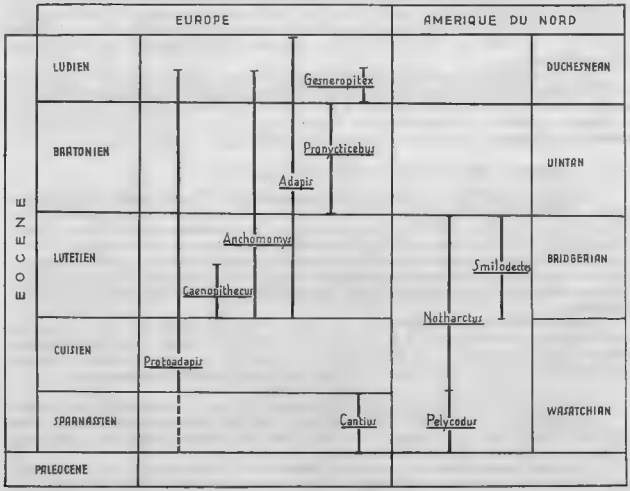
Source : MNHN, Paris

Cependant certains genres ne s'intègrent pas dans ce schéma rigide : *Cantius*, récolté près d'Épernay, d'abord classé parmi les Adapidés, a été récemment rattaché aux Omomyidés puis aux Notharctidés américains.

Les Adapidés et les Notharctidés constituent deux séries parallèles élevées au niveau de familles (Stehlin, 1916 ; Piveteau, 1957 ; Gazin, 1958 ; Russel et al. 1967), ou souvent réduites à une seule groupant les Adapinés européens et les Notharctidés nord-américains (Gregory, 1922 ; Simpson, 1945 ; Hill, 1953 ; Simons, 1962). C'est pourquoi nous désignerons provisoirement cet ensemble sous le terme d'Adapidés s.l.

Les genres se répartissent chronologiquement suivant le tableau 31.

Tableau 31. — Adapidés s.l. : répartition stratigraphique des genres.
(d'après Gazin 1958, Simons 1962, Russel et al, 1967)



Parmi ceux-ci, deux genres sont particulièrement bien connus, *Adapis* et *Notharctus*. C'est sur ces deux formes contemporaines mais géographiquement isolées que seront mis en évidence les caractères lémuriformes des deux familles, tandis que les autres genres permettront d'esquisser l'histoire des deux ensembles.

Source : MNHN, Paris

1. — *Caractères lémuriformes.*

Les premiers documents paléontologiques appartenant aux Primates, découverts au milieu du XIX^e^ siècle, ont été mal compris et classés en Europe puis aux États-Unis parmi les « Pachydermes » Ongulés : c'est en effet dans ce groupe que CUVIER (1822) a rangé le crâne d'*Adapis* qu'il a récolté dans le gypse de Montmartre, tandis que LEIDY (1869) faisait de même avec les fragments de *Notharctus*. En Europe, dès 1862, RUTIMEYER avait reconnu les affinités prosimiennes des Adapidés mais cette opinion ne devrait prévaloir qu'après les travaux de FILHOL (1874). Aux États Unis, COPE, après avoir reconnu certaines affinités lémuriennes chez les Notharctidés, propose (1876) une nouvelle interprétation qui prévaudra pendant de nombreuses années, à partir d'une association malheureuse d'os longs de *Pelycodus* et de pied de Créodonte. C'est seulement en 1902 que la « Revision of the American Eocene Primates », par OSBORN, établit définitivement la nature de Primates des Notharctidés.

Par sa forme générale, le crâne des Adapidés s.l. éocènes préfigure, en plus primitif, celui des Lémuriens actuels les moins spécialisés, les Lémuridés. L'orbite, le temporal, le neurocrâne élargi et les membres présentent des structures lémuriennes déjà fixées.

1-1. *Orbite.*

Tous les genres d'Adapidés s.l. possèdent un contour orbitaire entièrement ossifié, à l'exception de *Pronycticebus*. Pour ce dernier, certains auteurs comme Simons (1962) pensent que sur l'unique crâne connu, les arcades post-orbitaires sont brisées symétriquement. Il n'y a aucune tendance au cloisonnement de la fosse orbito-temporale.

Le jugal constitue le rebord orbitaire inférieur et se prolonge jusqu'au lacrymal.

Du côté interne, on trouve une disposition primitive, encore conservée chez les Indridés : la partie prénaso-palatine est très peu développée en direction du lacrymal et l'espace entre les deux os est comblé par l'extension du maxillaire et du frontal qui s'affrontent suivant une longue suture.

1-2. *Tympanal.*

La disposition caractéristique des Lémuridés, avec une bulle auditive renflée englobant un tympanal constitué par un anneau oblique presque entièrement libre dans la cavité, est déjà représentée sous une forme très voisine chez les espèces éocènes.

Chez *Adapis*, le prolongement de la membrane cartilagineuse qui tapisse le conduit auditif externe est ossifié et constitue un plancher au *recessus meatus* et maintient plus solidement le cadre tympanal du côté ventral.

Dans sa description de la région basicrâniale de *Pronycticebus*, LE GROS CLARK (1934) insiste sur l'extraordinaire ressemblance de cette région avec celle de *Lemur*. Les variations au sein des Adapidés s.l. sont du même ordre qu'au sein des Lémuridés.

L'apophyse zygomatique est haute mais variable avec les genres. Elle est fortement convexe comme chez les Indrinés subfossiles et présente une échancrure glénoïde quand elle est haute (*Adapis*). L'apophyse post-glénoïde est bien développée, transversale et située à l'extérieur du plan du méat auditif, large et rond, comme chez les Indridés. La canal post-glénoïdien n'émet pas de ramifications dans la fosse glénoïde.

L'apophyse ectoptérygoïde se prolonge en arrière jusqu'à la bulle.

Le *recessus* épitympanique se poursuit vers le pharynx par le canal tubaire ici assez court et communique avec une région mastoïdienne plus saillante et plus pneumatisée que chez les Lémuridés, et qui rappelle plutôt les Indridés. Le *recessus* hypotympanique est subdivisé chez *Adapis* en trois diverticules D_1, D_2, et D_3 par deux cloisons incomplètes, l'une longitudinale et l'autre transversale, qui s'appuient sur la cochlée. Il est possible que le sinus hypotympanique de *Notharctus* soit plus simple et que le diverticule D_1, habituellement situé sous le canal tubaire, soit absent, ce qui correspondrait à la disposition observée chez *Plesiadapis*.

Source : MNHN, Paris

La face endocrânienne, mal connue, montre que l'ossification de la tente du cervelet est peu importante.

Le plan de la circulation carotidienne interne est déjà établi suivant le type lémuriforme : le trou carotidien, de petite dimension, en position postéro-externe par rapport à la bulle, non loin de l'orifice stylo-mastoïdien, constitue l'entrée du canal carotidien (il n'y a pas de canal de Jacobson indépendant) par le quel pénètre la carotide interne ; celle-ci se poursuit jusqu'au niveau de la cochlée où elle se divise en :

— entocarotide qui se prolonge vers l'avant en suivant un tunnel creusé dans le *septum* longitudinal et pénètre dans l'endocrâne au niveau de l'orifice tubaire.

— artère stapédienne qui pénètre directement dans l'endocrâne après avoir traversé le *stapes* ; le rameau inférieur, présent chez les Insectivores et les Plésiadapidés, a disparu, comme chez les Lémuriens actuels.

1-3. *Squelette axial.*

Le squelette axial présente des caractères indiquant qu'il est maintenu horizontalement, en liaison avec une locomotion quadrupède. Les vertèbres lombaires ont leur corps vertébral allongé comme chez les Lémurs et non aplati crânio-caudalement comme chez la plupart des Singes, et leurs apophyses transverses sont élargies. La queue est longue et devait servir de balancier comme chez les Lémurs actuels.

1-4. *Squelette appendiculaire.*

Tous les détails concernant le squelette post-céphalique sont connus surtout à partir des squelettes entiers de *Notharctus* récoltés par les expéditions systématiques organisées par l'American Museum, sous la direction de Granger au début du siècle. Le matériel a été rigoureusement et minutieusement décrit par Gregory, dans sa célèbre monographie (1920) consacrée à *Notharctus* et à une étude comparative détaillée avec *Adapis*. De nouvelles campagnes de fouilles ont encore récemment fourni du matériel en meilleur état de conservation, qui a permis à Gazin (1958) de mieux décrire l'anatomie du crâne et, par une meilleure appréciation de la variabilité des espèces, à partir d'un matériel plus abondant, de réaliser une révision du genre qui s'est traduite par une simplification de la taxonomie des Notharctidés. Les gisements européens, au contraire, n'ont fourni que très peu d'os de membres d'Adapidés.

Le squelette montre des adaptations à la vie arboricole.

La clavicule et l'omoplate ressemblent beaucoup à celles de *Lemur*.

L'humérus montre, à son apophyse distale, un condyle séparé de la trochlée, ce qui rend possible les mouvements de pronation et de supination. Il existe un *foramen* sus-épitrochléen.

Au niveau du carpe, si le scaphoïde et l'os crochu ne sont pas très développés au détriment du semi-lunaire et du grand os, l'os central est déjà décalé vers le centre et présentait vraisemblablement un contact avec l'os crochu, comme chez les formes évoluées de Lémuriens actuels. Le pouce, sans être aussi divergent, est cependant à part et constituait avec le doigt IV, le plus long, une pince à deux mors. Rappelons que l'allongement du doigt IV est une spécialisation remarquable des Lémuriens, à partir du dactylopode des Mammifères primitifs au doigt III prédominant.

Le bassin, en lyre, est déjà de type lémurien, avec un ilion très allongé et étroit, et un ischion court. Il s'articule avec une seule vertèbre sacrée comme chez *Lemur*.

Le fémur présente un troisième trochanter.

Le pied est un peu allongé et présente un pouce fort et très divergent comme chez les Lémuriens actuels. La dernière phalange du pouce, aplatie, devait porter un ongle. La présence d'un calcaneum dont la partie préarticulaire est quelquefois allongée, laisse supposer des aptitudes au saut.

D'une manière générale, si de nombreuses dispositions lémuriennes sont ébauchées ou achevées, les membres restent très primitifs par leur robustesse et le faible développement des surfaces articulaires au niveau de l'épaule et de la hanche. L'adaptation à la vie arboricole, bien qu'affirmée, était encore imparfaite et la locomotion devait essentiellement être constituée par des déplacements quadrupèdes sur les branches horizontales comme les Lémurs, avec des sauts de branches en branches. Cepen-

Source : MNHN, Paris

dant, Walker (1967) admet que *Notharctus*, dont l'indice intermembral est voisin de celui de *Galago crassicaudatus*, devait présenter un type de locomotion grimpeur vertical-sauteur, considéré comme le mode de progression arboricole original chez les Primates.

2. — *Caractères primitifs.*

Certaines dispositions, que nous avons considérées comme lémuriformes (contact fronto-maxillaire de l'orbite, robustesse et faible développement des surfaces articulaires des membres, allongement des vertèbres lombaires...) ne sont en fait que des dispositions mammaliennes primitives qu'on retrouve conservées chez les Adapidés et certains Lémuriens actuels. Les caractères suivants n'ont généralement pas persisté sous cette forme jusqu'à nos jours et traduisent la grande ancienneté du groupe, encore voisin de l'archétype mammalien qui lui a donné naissance.

2-1. *Robustesse des insertions musculaires.*

Les crêtes sagittales et lambdoïdales sont généralement hautes et se rejoignent au niveau d'un tubercule inial qui se prolonge en arrière au delà de l'écaille occipitale. Les arcades zygomatiques, hautes et fortement convexes, limitent une vaste fosse temporale. Cette image conventionnelle des Adapidés s.l. trouve son équivalent chez des formes beaucoup plus récentes, les *Mesopropithecus*. D'autre part, certains Adapidés comme *Pronycticebus* ont une crête sagittale à peine ébauchée et sont construits beaucoup plus légèrement.

2-2. *Neurocrâne et encéphale.*

La forme très globuleuse du neurocrâne, élargi en arrière d'une très forte constriction post-orbitaire, a induit en erreur, pendant de nombreuses années, certains paléontologistes : à la suite de Stehlin (1916), Gregory (1922), la plupart des auteurs ont classé *Pronycticebus* parmi les Tarsioïdés jusqu'à ce que l'étude de Le Gros Clark (1934), basée surtout sur l'architecture basicrânienne, établisse l'appartenance du genre aux Adapinés.

La constriction post-orbitaire, très prononcée chez les genres classiques, l'est parfois moins, et dans le cas de *Pronycticebus*, a conduit à des rapprochements avec les Lorisiformes à partir de proportions crânio-faciales qui traduisent probablement davantage une convergence.

La participation des frontaux, non synostosés, à la voûte neurocrânienne est peu importante par suite de la faible extension de ces os en arrière de la constriction post-orbitaire. A l'autre extrémité de la voûte, la participation du néooccipital est également très faible.

L'articulation de la base du crâne avec l'atlas se fait au niveau de condyles presque verticaux, ventralement peu convergents. L'écaille occipitale fait un angle nettement inférieur à 90° avec la base du crâne, si on fait abstraction de la carène médio-occipitale qui se raccorde à l'inion très proéminent. Le *foramen magnum* est dirigé vers l'arrière et l'axe du crâne situé dans le prolongement de la colonne vertébrale, comme chez les Mammifères inférieurs.

Les moulages endocrâniens mettent en évidence un encéphale de dimensions relativement plus réduites, par rapport aux dimensions du corps, que chez les Lémuriens actuels et le lobe frontal est particulièrement peu développé. Ce n'est par contre pas le cas du lobe temporal qui présente une large extension antéro-latérale, sous le complexe sylvien, l'un des rares sillons discernables, avec un sillon longitudinal dorsal. Ce développement précoce du lobe temporal semble caractéristique des lignées de Primates.

Les bulbes olfactifs sont proéminents et se prolongent par des pédoncules épais.

Le cervelet n'est pratiquement pas recouvert par le lobe occipital réduit.

2-3. *Massif facial.*

En général, le massif facial est allongé, sans cependant atteindre la longueur relative de celui des Lémurs.

Source : MNHN, Paris

Les prémaxillaires ne présentent pas la réduction caractéristique de la plupart des formes actuelles et ils s'insinuent en arrière, entre les nasaux et la partie faciale du maxillaire.

Les orbites sont petites, entourées par une barre post-orbitaire épaisse et une haute facette malaire sous-orbitaire. Dirigées plus latéralement que chez les formes actuelles, les orbites ont une disposition qui semble indiquer un mode de vision diurne.

Le palais osseux est très allongé, l'échancrure postérieure ne s'avançant que rarement au-delà du niveau du bord postérieur de la dernière molaire.

2-4. *Dentition.*

La formule dentaire des Adapidés ne diffère de celle des Mammifères placentaires primitifs que par la perte d'une incisive par demi-mâchoire :

$$I\,\frac{2}{\bar{2}},\ C\,\frac{1}{\bar{1}},\ P\,\frac{4}{\bar{4}},\ M\,\frac{3}{\bar{3}}.$$

Les incisives sont de petites dents mais elles ne montrent pas la réduction observée chez les Lémuridés. Sur la mandibule, elles sont très redressées et peu proclives, non aplaties latéralement, et ne montrent dans un aucun genre d'Adapidé, de tendance à constituer avec la canine le peigne caractéristique de tous les Lémuriens actuels, à l'exception de *Daubentonia*.

Les prémolaires sont au nombre de 4 par demi-mâchoire et la première est toujours très petite, à une seule racine, et sa réduction annonce déjà le stade représenté chez toutes les formes post-éocènes où elle manque.

Les molaires supérieures sont fondamentalement tricuspides, avec adjonction d'une cuspide postéro-linguale plus ou moins importante et d'origine différente chez les Adapidés et les Notharctidés.

Les molaires inférieures ont conservé le trigonide antérieur complet, avec un paraconide réduit chez les formes récentes.

2-5. *Membres.*

Nous avons déjà souligné que tout en montrant des adaptations de type lémurien sauteur, les Adapidés s.l. restent très proches, par leurs membres, des Mammifères quadrupèdes primitifs.

Sur l'humérus, la crête où s'inserre le muscle supinateur est très étendue et saillante, alors que la coulisse bicipitale est peu profonde. La faible profondeur de la fosse olécrânienne implique une limitation du pouvoir d'extension de l'avant-bras par rapport au bras.

Le tibia et le péroné sont distincts et fortement convexes.

Tous les métacarpiens et métatarsiens sont courts et robustes et les doigts, à l'exception de l'*hallux*, semblent terminés par des griffes.

2-6. *Conclusion.*

L'appartenance aux Primates lémuriformes primitifs des Adapidés s.l. est ainsi solidement établie.

Un caractère orbitaire surprend chez ces Lémuriens primitifs : le lacrymal est très réduit : la partie faciale est presque inexistante et la partie orbitaire s'étend très peu sur la paroi interne de l'orbite ; le *foramen* lacrymal est généralement situé sur le prolongement du rebord orbitaire ou immédiatement en arrière, dans l'orbite. Cette disposition contraste avec celle des Lémuriens actuels chez qui la partie faciale est plus étendue et porte l'orifice lacrymal situé en avant de l'orbite. Cette dernière architecture correspond au stade mamalien primitif, tandis que la réduction du lacrymal se retrouve chez les Simiens où le lacrymal ne s'étend facialement que chez les formes primitives comme certains Cébidés (*Cebus*) ou Cercopithécinés (*Macaco*, *Papio*).

3. — *Caractères différentiels des Adapidés et des Notharctidés.*

La distinction du groupe des Adapidés s.l. en deux familles distinctes ou en deux sous-familles a une grande importance car elle reflète souvent la conception d'ensemble de la phylogénie des Primates.

Source : MNHN, Paris

En effet, Gazin (1958) voit dans ce groupe deux familles arboricoles largement divergentes à la base de deux lignées ayant donné naissance aux Singes qui seraient d'origine polyphylétique : les formes éocènes nord-américaines donnent naissance aux Platyrhiniens du Nouveau Monde (Mexique et Amérique du Sud) et les formes éocènes européennes sont à l'origine des Catarhyniens de l'Ancien Monde (Afrique-Asie).

Après avoir passé en revue les caractères communs aux deux groupes, l'examen des caractères séparant les deux genres les plus typiques, *Adapis* et *Notharctus* permettra d'apprécier leur degré de divergence.

3-1. *Crâne.*

Gazin (1958) a souligné de nombreux caractères crâniens séparant les deux genres et les deux groupes qu'ils représentent :

— Le crâne est plus solidement construit chez les Adapidés : la crête sagittale très haute et très longue domine la région interorbitaire à laquelle elle se raccorde par une courbe concave ; le tubercule inial est très saillant vers l'arrière ; l'arcade zygomatique est plus haute avec un bord supérieur convexe qui contraste avec l'arcade à bords parallèles de *Notharctus* qui, par ce caractère, rappelle les Indrinés actuels ; la *linea temporalis* se raccorde à la crête lambdoïde chez *Notharctus* tandis qu'elle s'estompe avant chez *Adapis*, tout en constituant un large auvent au-dessus du méat auditif externe.

Le massif facial est généralement plus fin avec des nasaux plus étroits et des orbites plus grandes chez les formes américaines, et l'orifice lacrymal est situé sur le rebord orbitaire et non franchement dans l'orbite comme chez *Adapis* ; le palais, plus large, plus échancré en arrière, ne porte pas de fort tubercule post-palatin comme chez *Adapis*. Le prémaxillaire est mieux développé chez ce dernier et s'insinue plus loin en direction de la suture naso-frontale ; la fosse mésoptérygoïde, réduite à une fente chez les Notharctidés est beaucoup plus vaste chez les formes européennes.

Le neurocrâne, plus court et plus large, est séparé chez les Notharctidés par une constriction post-orbitaire moins marquée ; la contribution du frontal à la voûte est plus grande tandis qu'une pointe du pariétal s'avance et participe à la constitution de la racine de l'arc post-orbitaire ; au niveau du temporal, les bulles auditives des Adapidés ressemblent davantage à celles des *Lemur* tandis qu'elles s'étendent moins vers l'avant chez *Notharctus* ; l'apophyse zygomatique du temporal est beaucoup plus courte que chez les Adapidés, mais l'apophyse mastoïde est beaucoup plus renflée chez *Adapis* qui présente une face occipitale très élargie par l'extension latérale de cette région du temporal.

En fait, ces différences sont essentiellement quantitatives et les variations intragénériques ou intergénériques, de grande amplitude, font que ces caractères ne sont pas aussi tranchées suivant les deux groupes et ne correspondent qu'à des tendances générales. Par contre, la dentition les sépare nettement.

3-2. *Dentition.*

Si la formule dentaire à 40 dents est la même, la morphologie des dents montre chez *Adapis* et *Notharctus* des dissemblances marquées.

Chez *Adapis*, les incisives, tranchantes et coupantes comme celles des Indridés, sont plus étroites que chez *Notharctus*.

Les canines constituent des crocs mieux différenciés chez ces derniers.

Les prémolaires sont élargies lingualement chez ceux-ci.

C'est surtout au niveau des molaires que les différences s'accentuent :

— Chez les Adapidés évolués, les molaires supérieures sont quadricuspides, par adjonction au trigone primitif d'un hypocone vrai dérivant d'un *cingulum* postéro-lingual comme chez les Lémuriens actuels. Le *cingulum* buccal ne porte pas de mésostyle saillant. Sur les molaires inférieures, en arrière du trigonide où le paraconide a souvent disparu, le talonide porte un hypoconide volumineux et un entoconide réduit.

— chez les Notharctidés, les molaires supérieures, également quadricuspides chez les espèces récentes, s'accroissent dans l'angle postéro-lingual par bipartition du protocone qui donne naissance

Source : MNHN, Paris

à un pseudo-hypocone auquel il reste relié par une crête. Du côté buccal, un fort *cingulum* externe porte trois styles dont un mésostyle très élevé. Le trigonide des molaires inférieures est plus ou moins réduit suivant les espèces et le talonide est caractérisé par un bassin qui échancre profondément la crête périphérique en avant de l'entoconide, ici très développé. C'est dans cette échancrure que se loge le pseudo-hypocone des molaires supérieures en position d'occlusion.

Ces différences dans les molaires ont été mises en liaison avec les mouvements masticatoires. Chez les Adapidés, le condyle mandibulaire, allongé transversalement, ne permet que des mouvements verticaux (mouvement orthal). Chez les Notharctidés, la fosse glénoïde à contour mal défini et le condyle articulaire arrondi permettent des mouvements plus variés, en particulier des déplacements latéraux (mouvement ental). Pour Gregory (1922), ces mouvements seraient à l'origine du développement d'un pseudo-hypocone, d'un fort mésostyle et de l'endostyle.

3-3. *Membres.*

Les membres de *Notharctus* sont moins grêles que ceux d'*Adapis* et le rapport intermembral est plus faible chez les premiers : l'humérus ne mesure que les 3/5 du fémur chez le genre américain, tandis que ces os ont une valeur voisine chez le genre européen. Cette disproportion, ajoutée au plus grand allongement du calcaneum implique des qualités de sauteur plus développées. Les *Adapis* ressembleraient davantage, par leur locomotion, aux Lorisinés, aux mouvements lents.

3-4. *Conclusion.*

Les évolutions différentes des molaires, qui se traduisent par des tendances opposées pour le développement de l'entoconide et de l'hypoconide, nous semblent traduire l'existence de deux *phyla* différents qui se sont épanouis parallèlement sur les deux continents pendant l'Eocène et correspondent donc à deux familles distinctes. L'étude des représentants de ces deux groupes pendant cette période permet de mieux suivre le parallélisme évolutif.

4. — *Évolution des Adapidés et des Notharctidés.*

4-1. *Crânes.*

Les Lémuriens éocènes sont rarement connus par leur crâne qui ne se trouve qu'exceptionnellement en bon état. Cependant pour cinq genres au moins, on dispose d'un squelette céphalique presque complet, quelquefois en un exemplaire unique comme pour *Pronycticebus*.

Formes européennes.

Parmi les genres européens, seuls *Pronycticebus* et *Adapis* sont bien connus.

La morphologie générale du crâne du premier est très différente de celle d'*Adapis* et son nom même indique que Grandidier (1904) avait reconnu sur son *P. gaudryi* des affinités avec les Lorisinés. En effet, la réduction des crêtes, le raccourcissement du museau au palais davantage échancré en arrière, l'élargissement du neurocrâne globuleux séparé de la face par une constriction post-orbitaire beaucoup moins marquée que chez *Adapis*, l'accroissement des orbites, rappellent les *Nycticebus* et les Tarsioïdes actuels. La construction de diagrammes logarithmiques (Simons, 1962) confirme les affinités morphologiques avec les premiers.

A ces proportions voisines, s'ajoutent certaines tendances à la réalisation de dispositions acquises chez les formes actuelles. La bascule de l'occipital a commencé et l'angle de l'écaille occipitale avec la base du crâne prend une valeur comprise entre celle d'*Apadis* et de *Lemur*, tandis que le plan du *foramen magnum*, entraîné par le mouvement, s'incline vers le bas : le crâne n'est plus situé dans le prolongement de la colonne vertébrale et le port caractéristique des Primates, qui trouve son plein achèvement chez l'Homme, est donc déjà ébauché chez certains Lémuriens du début du Tertiaire. Le néooccipital se développe et contribue à la formation de la voûte neurocrânienne.

Source : MNHN, Paris

A côté de ces caractères qui anticipent les formes actuelles, l'absence d'arcades post-orbitaires paraît étrange. Pour le Gros Clark (1934) qui, le premier a reconnu les affinités lémuriformes de *Pronycticebus* précédemment considéré comme Tarsioïdé, les barres post-orbitaires sont réduites à deux tubercules du frontal et du malaire et la symétrie des limites des frontaux incite l'auteur à penser que la barre n'existait pas, tout en admettant la possibilité d'une érosion mécanique. Pour Simons (1962), les tubercules ne seraient que les racines des deux arcs brisés symétriquement dont il a figuré une reconstruction. Cette hypothèse semble beaucoup plus conforme à la structure générale du crâne. Rappelons que les seuls crânes connus de Primates dépourvus de barres post-orbitaires ne se sont guère prolongés au-delà du Paléocène (*Plesiadapis*, *Anagale*) et correspondent à des architectures beaucoup plus primitives qui contrastent avec l'allègement et la cérébralisation du neurocrâne, associées à la réduction de la face, réalisés chez *Pronycticebus*.

Signalons que l'arcade zygomatique reste très robuste et que le lacrymal est situé davantage en dehors de l'orbite et borde en avant le trou lacrymal par sa petite portion faciale. La signification évolutive de ce dernier caractère est difficile à préciser puisque ce sont les formes présentant par ailleurs des dispositions architecturales archaïques qui possèdent le lacrymal le mieux développé.

Chez le genre *Adapis* lui-même, les espèces, réduites à cinq, montrent pour les deux formes les mieux connues, *A. parisiensis* et *A. magnus*, des différences significatives qui ont valu à cette dernière d'être érigée en un sous-genre particulier, *Leptadapis*. Plus grande, cette forme aux crêtes plus saillantes, possède un neurocrâne relativement plus petit, surtout plus étroit. Il s'éteint à la fin du Ludien inférieur. *A. parisiensis*, plus légèrement construit, avec un neurocrâne plus globuleux, survit jusqu'à la fin de l'Eocène.

Les formes les plus anciennes d'Adapidés, les *Adapis* du Bartonien et les *Protoadapis* du Sparnacien et du Cuisien, ne sont connues que par des fragments de mandibules et de maxillaires. Tout au plus, on peut constater qu'elles sont plus petites que les formes de l'Eocène supérieur.

Il existait donc en Europe, dès le Bartonien, à côté de formes primitives, des petits Adapidés préfigurant les formes actuelles dont on sait qu'elles étaient déjà réalisées au Miocène (*Progalago*). La vision nocturne et la cérébralisation étaient déjà bien avancées (*Pronycticebus*)

Formes américaines.

A côté des *Notharctus* qui rappellent crâniologiquement beaucoup les *Adapis* en version allégée, on trouve l'équivalent des *Pronycticebus* européens dans les *Smilodectes*.

Plusieurs crânes récemment récoltés par les expéditions du Smithsonian Institut au Bridger Basin ont permis une meilleure connaissance de ce genre précédemment plus connu sous le nom d'*Aphanolemur*, décrit à partir d'un crâne incomplet et d'une mandibule : les deux crêtes temporales, peu marquées, ne convergent que très lentement et atteignent, sans se rejoindre, le tubercule inial qui est à peine saillant ; le massif facial, court, porte de grandes orbites séparées par une région frontale bombée ; le palais est échancré jusqu'au niveau de M^2-M^3 ; l'angle de l'écaille occipitale avec la base du crâne est plus grand et les bulles sont beaucoup plus volumineuses. Par contre, l'arcade zygomatique est beaucoup plus forte que chez les *Notharctus* contemporains de l'Eocène supérieur ; le lacrymal déborde davantage au-delà du rebord orbitaire et la fosse mésoptérygoïde est large et profonde.

Parmi les espèces de *Notharctus* réduites à deux par Gazin (1958), la plus tardive, *N. robustior* Leidy, 1872 (*Telmalestes crassus*, Marsch 1872), représentée dans les horizons supérieurs de la formation de Bridger, est de taille plus grande que *N. tenebrosus* Leidy, 1870, des niveaux inférieurs.

La formation de Wasatchia, qui correspond au Sparnacien européen, n'a pas fourni de crâne de *Pelycodus* en bon état et on peut seulement supposer que la relative gracilité de *Notharctus* était déjà acquise et que le museau était allongé.

A la même époque, en Europe et en Amérique du Nord, se développaient donc deux séries d'Adapidés s.l., avec des tendances évolutives semblables qui, à partir de formes primitives massives, donnent naissance à des formes allégées et cérébralisées.

Il est intéressant de vérifier si la dentition et le crâne évoluent parallèlement et dans le même sens sur les deux continents.

Source : MNHN, Paris

4-2. *Dents.*

Les prémolaires.

Sur les deux continents, la dentition des Adapidés s.l. est caractérisée par une tendance à la molarisation des prémolaires qui se suit à travers les genres et les espèces des deux séries.

Sauf chez *Protoadapis*, les quatre prémolaires sont présentes sur chaque demi-mâchoire.

Les premières, P^1 et P_1, sont petites et unicuspides. *Protoadapis*, le genre d'Adapidés le plus anciennement apparu en Europe dans les niveaux cuisiens et peut-être mêmes sparnaciens, ne présente pas de première prémolaire antérieure sur les rares maxillaires découverts, et sur huit mandibules, seules quatre d'entr'elles possèdent P_1. La présence de cette dent semble donc très variable et indique, pour le genre, et probablement pour le groupe, une tendance qui va jusqu'à la disparition, réalisée chez toutes les formes actuelles et déjà chez certains individus de l'Eocène inférieur.

La deuxième prémolaire est toujours monocuspide et ses dimensions n'excèdent pas beaucoup celles de la dent précédente.

La troisième prémolaire supérieure est variable. Chez *Adapis*, elle est monocuspide et les trois premières prémolaires, de taille légèrement croissante, constituent une unité sectoriale. Mais chez *Pronycticebus*, un protocone lingual fait son apparition en face du métacone.

Par contre, la molarisation de P^4 est plus avancée chez *Adapis* : si l'augmentation brusque de taille dans la série des prémolaires supérieures se produit entre P^2 et P^3 chez *Pronycticebus* où P^4, également bicuspide, est à peine plus grosse que P^3, chez *Adapis*, c'est au niveau de P^3-P^4 que se situe la coupure : cette dernière dent porte un trigone complet avec trois cuspides bien développées, davantage chez *A. parisiensis* que chez *A. magnus* et les formes du début de l'Eocène.

A la mandibule, l'évolution est parallèle. Les trois premières prémolaires de *Protoadapis* et de *Pronycticebus* sont petites, monocuspides, de taille croissante avec un talonide à peine ébauché. Chez *Protoadapis*, P_3 est beaucoup plus haute que les deux dents qui l'encadrent, ce qui correspond à une particularité générique. La molarisation commence au niveau de P_4. Chez *Pronycticebus*, il n'existe qu'une cuspide antérieure mais la dent se prolonge postérieurement par un talonide bordé par une crête. Chez *Protoadapis*, la partie antérieure se dédouble et porte un protoconide et une ébauche de métaconide, qui dominent un talonide traversé par une crête centrale. Chez *Adapis*, cette disposition est encore plus nette : le métaconide est mieux différencié et le talonide plus étendu.

Chez les Notharctidés, les deux prémolaires antérieures restent aussi petites et unicuspides et la molarisation des P_3 et P_4 atteint celle des *Pronycticebus* européens avec l'apparition d'un protocone, petit chez *Pelycodus* et plus développé chez *Notharctus* où l'on observe de plus, chez les formes les plus récentes, une tendance au dédoublement du paracone.

La molarisation des prémolaires inférieures commence au niveau de P_3, dont le talonide s'étend. Sur P_4, le trigone est complet chez *Pelycodus* et *Notharctus* ; un entoconide apparaît chez ce dernier.

Les molaires supérieures.

Les molaires supérieures sont caractérisées par la différenciation et l'extension de la cuspide postéro-linguale.

Chez les Adapidés, les formes anciennes comme les premiers *Protoadapis*, ont des molaires où le *cingulum* linguo-distal se soulève à peine en un petit tubercule correspondant à un hypocone vrai. Bien distinct chez *Pronycticebus* et *Adapis*, l'hypocone s'élève sur les molaires M^1 et M^2 pour former avec le trigone une couronne quadrangulaire.

Chez les Notharctidés, parmi les *Pelycodus*, la crête issue du protocone ne porte pas de tubercule sur les formes anciennes (*P. ralstoni*), ni de mésostyle sur le *cingulum* externe, mais un début de dédoublement s'observe chez *P. trigonodus*, plus récent, tandis que le mésostyle s'ébauche.

Chez *Notharctus*, le pseudo-hypocone est bien différencié, surtout dans l'espèce *N. robustior*, et les styles sont très saillants sur le *cingulum* externe, en particulier le mésostyle.

Source : MNHN, Paris

Les molaires inférieures.

L'évolution est caractérisée par la réduction du paraconide, cuspide antérieure du trigone, le développement du talonide dont la dénivellation par rapport au trigonide diminue, et le développement d'un troisième lobe sur M_3, par hypertrophie de l'hypoconulide.

Parmi les formes européennes, *Pronycticebus* et certaines formes de *Protoadapis* conservent un paraconide distinct sur M_1, présentent un talonide à deux cuspides d'égale importance, un hypoconide buccal et un entoconide lingual, et sur M_3 l'hypoconulide commence seulement à prendre de l'importance. Chez *Adapis*, le trigone est réduit à deux cuspides et une crête oblique relie le protoconide postéro-lingual au métaconide antéro-buccal ; sur le talonide, l'hypoconide est plus développé. L'hypoconulide de M_3 tend à s'ériger en un lobe distinct.

Chez les Notharctidés, les molaires les plus voisines de l'archétype se trouvent chez *Pelycodus* et *Cantius*, genre européen du Sparnacien considéré comme appartenant à la même famille : le trigonide, très élevé par rapport au talonide, conserve un paraconide, surtout bien visible sur M_1, ou méta et paraconide sont presque transversalement disposés. L'entoconide est déjà grand tandis que l'hypoconide est réduit. *Notharctus* montre la disparition progressive du paraconide chez les formes de plus en plus récentes, pendant que la crête protoconide-métaconide prend une orientation plus voisine de celle du plan sagittal et que le talonide s'accroît, en particulier l'entoconide. La troisième molaire M_3 s'étend beaucoup postérieurement.

4-3. *Conclusion.*

Il est remarquable que les deux groupes d'Adapidés s.l., qui se sont épanouis pendant la majorité de l'Eocène dans les étendues continentales qui n'avaient plus beaucoup d'échanges faunistiques, aient développé des tendances communes : allègement et cérébralisation du crâne, adaptation à la vision nocturne, molarisation des prémolaires postérieures, acquisition de molaires supérieures quadricuspides, réduction du trigonide des molaires inférieures au profit du talonide... Il s'agit probablement de convergences morphologiques, comme l'acquisition d'un faciès de Lorisidé chez un Adapidé (*Pronycticebus*) où la structure de la base du crâne est typiquement lémuriforme. Il faut signaler que le degré d'évolution crâniologique ne correspond pas obligatoirement au degré d'évolution dentaire. Si *Pelycodus* est considéré comme l'ancêtre direct de la lignée des *Notharctus*, *Smilodectes*, moins évolué sur le plan dentaire que ces derniers, l'est beaucoup plus par le crâne. Il en est de même pour *Pronycticebus* à la dentition archaïque. On retrouve un décalage semblable pour les Lorisidés chez qui les *Nycticebus*, très avancés crâniologiquement, ont les molaires les plus primitives du groupe.

La morphologie des molaires implique de faire dériver ces deux familles d'un stade commun tricuspide dont *Protoadapis*, *Pelycodus* et *Cantius* sont peu éloignés.

Étant donné que la faune paléocène américaine, bien connue, ne présente que des formes spécialisées (Carpolestidés et Plésiadapidés) ne pouvant constituer les ancêtres des Notharctidés, et que leur essor a été très rapide, il est probable que cette lignée a pour origine des immigrants d'Europe occidentale ayant envahi l'Amérique du Nord à la base de l'Eocène. Certaines formes comme *Cantius* auraient encore pu, au début de cette période, revenir en Europe, porteurs de la marque des Notharctidés.

b. 8 — *Plésiadapidés.*

Plusieurs gisements d'Europe occidentale (Cernay, Rilly) et d'Amérique du Nord (formations de Torregon, Tiffany, Clark Fork et Gray Bull) ont fourni des restes de Primates du Paléocène supérieur et du début de l'Eocène. L'un des genres, *Plesiadapis* Gervais, 1877, se rencontre simultanément sur les deux continents, les formes américaines d'abord décrites sous la dénomination *Nothodectes* Matthew, 1915, ayant été ensuite reconnues semblables aux *Plesiadapis* européens (Teilhard de Chardin, 1922). A côté de *Plesiadapis*, bien connu depuis la découverte d'un crâne en bon état provenant de Berru, près de Reims (Russel, 1964), on connaît trois autres genres : *Pronothodectes* américain et *Chiromyoides* européen, tous deux de la fin du Paléocène, et *Platychoerops* européen, du début de l'Eocène, qui s'est éteint à la fin du Cuisien.

Source : MNHN, Paris

Les Plésiadapidés, tout en appartenant au grand groupe des Lémuriens, conservent des caractères primitifs, à côté de spécialisations très poussées.

1. — *Caractères primitifs.*

1-1. *Neurocrâne.*

Le neurocrâne, aplati ventro-dorsalement, est fortement rétréci en arrière des orbites, ce qui limite une large fosse temporale. Les crêtes sus-orbitaires se rejoignent dans le plan médian en limitant un losange frontal déprimé et se prolongent en arrière par une crête sagittale. Celle-ci n'est cependant pas très saillante, contrairement aux crêtes lambdoïdales qui surplombent l'écaille occipitale et se prolongent sur l'apophyse mastoïde saillante puis suivent le rebord de l'arcade zygomatique au niveau d'une forte *linea temporalis*.

L'écaille occipitale, basse, dépourvue de néooccipital, est inclinée vers l'avant, et le *foramen magnum*, comme les condyles occipitaux, est dirigé vers l'arrière.

1-2. *Temporal.*

Bien que l'architecture soit nettement lémuriforme, certaines dispositions restent primitives La carotide interne n'est pas contenue sur tout son parcours dans un aqueduc complet, creusé dans le *septum* longitudinal : au-delà du promontoire, le trajet est indiqué par plusieurs gouttières, à répartition variable, sur la cochlée. On y distingue trois rameaux : le rameau supérieur qui semble homologue du rameau supérieur de l'artère stapédienne et qui irrigue le cerveau, le rameau moyen représentant le rameau inférieur de l'artère stapédienne, présent chez les Anagalidés contemporains et les Insectivores, et le rameau inférieur, équivalent de l'entocarotide. La gouttière malléolaire s'ouvre à l'extrémité antérieure de la gouttière de Glaser, disposition qu'on ne retrouve, parmi les Primates, que chez les Anagalidés et certains Lémuriens subfossiles, les Mégaladapidés et les Archaeolémuridés.

1-3. *Orbite.*

L'orbite n'est pas limité latéralement par une arcade post-orbitaire. Ce caractère primitif, qui se rencontre également chez les Anagalidés, ne se retrouve pas chez les autres Primates apparus à partir de l'Eocène.

Le contact fronto-maxillaire disjoint le lacrymal et le palatin dont l'apophyse orbitaire est peu développée. Le lacrymal est percé au centre de la partie faciale par le trou lacrymal. Le trou rond est séparé du trou déchiré antérieur, comme chez tous les Lémuriens tertiaires où il est connu, ainsi que chez *Lemur*. Le trou infraorbitaire est simple et il n'y a pas de trou malaire.

1-4. *Massif facial.*

Le losange fronto-orbitaire est déprimé par suite du faible développement des sinus frontaux, ce qui contribue à affiner le museau qui paraît d'autant plus allongé et bas. Le palais, très étroit, se termine en arrière au niveau du bord postérieur de la dernière molaire et surplombe une gouttière rhinopharyngienne étroite et profonde. Les lames ectoptérygoïdes s'appuient sur la bulle mais ne ménagent pas d'orifice ptérygo-épineux.

1-5. *Dents.*

Alors que la régression dentaire est une caractéristique générale du groupe, certaines formes de *Plesiadapis* paléocènes, *P. gidleyi* et *P. fodinatus*, ont conservé quatre prémolaires sur chaque demi-mandibule, dont P_2 rudimentaire. *Pronothodectes*, le genre le plus ancien, possède une garniture complète à l'exception de P_1

Source : MNHN, Paris

$$I\frac{2}{2}, C\frac{1}{1}, P\frac{3}{3}, M\frac{3}{3}$$

et il n'existe pas de barre entre les incisives et les prémolaires.

Les molaires inférieures ont généralement conservé un trigonide complet, avec un paraconide aussi développé que le métaconide.

1-6. *Griffes.*

Les phalanges unguéales, fortement incurvées et comprimées latéralement, fendues dorsalement sur leur tiers distal, portaient des griffes.

2. — *Caractères de Lémuriformes.*

C'est surtout la construction du temporal qui rappelle les LÉMURIFORMES, en particulier la structure de la bulle tympanique. Bien que celle-ci soit toujours écrasée, il semble bien qu'elle soit complètement ossifiée et que pa sar forme et son volume, elle soit très comparable à celle des Lémurs. Les sinus épithympanique et hypotympanique, par leur développement et le cloisonnement de ce dernier, sont typiquement lémuriformes ; cependant le diverticule sous-tubaire D_1 n'est peut-être pas encore différencié. La situation des orifices vasculaires est voisine de celle des Lémurs : le trou carotidien est en position postéro-externe par rapport à la bulle et au trou déchiré postérieur par lequel débouche le sinus pétreux inférieur, en arrière de la bulle, non loin du trou condylien.

Le faible diamètre du trou carotidien montre la prédominance de l'artère occipitale dans l'irrigation encéphalique, tandis que le gros canal post-glénoïdien, dont l'orifice principal est repoussé du côté interne de l'apophyse post-glénoïde par suite de la soudure de celle-ci au tympanal, témoigne du rôle prépondérant de la jugulaire externe dans le drainage de l'encéphale ; ces dispositions se retrouvent chez la plupart des Lémuriens malgaches actuels.

Les membres, connus par des squelettes incomplets de *Plesiadapis*, montrent des affinités avec les Notharctidés (Simpson, 1935).

3. — *Caractères spécialisés.*

3-1. *Dents.*

La dentition est caractérisée par le très grand développement d'une paire d'incisives sur chaque mâchoire ; la réduction du nombre de dents entraîne souvent la disparition de la deuxième paire d'incisives, des canines et des premières prémolaires qui sont alors remplacées par une longue barre. Il en résulte, pour les formes évoluées, une dentition qui rappelle celle des Rongeurs et de *Daubentonia*, d'autant plus que les prémaxillaires prennent un développement considérable et constituent l'essentiel du massif facial : nasaux et maxillaires perdent leur contact au niveau de la longue suture prémaxillo-frontale.

Les incisives médianes supérieures, à croissance limitée, sont taillées en biseau crénelé à l'avant, avec un éperon basal en arrière. L'incisive inférieure qui lui fait face, a une couronne simple, longue et pointue : peu proclive chez *Pronothodectes*, elle s'incline vers l'avant chez *Plesiadapis* et s'accroît considérablement chez *Chiromyoides*. Les incisives latérales, lorsqu'elles existent (I^2 de *P. tricuspidens*) sont beaucoup plus petites et coniques.

Les canines ont disparu chez la plupart des formes.

Les prémolaires sont réduites en nombre : quand P_1 existe, elle est vestigiale. P^2 et P_2 sont petites et coniques mais P^3, P_3, P^4 et P_4 montrent une nette tendance à la molarisation et la dernière paire porte un trigone auquel peuvent s'ajouter divers conules. Chez *Platychoerops*, P^4, par ses dimensions et sa morphologie, est très semblable à M^1.

Les molaires supérieures sont quadratiques : au trigone s'adjoint un pseudohypocone provenant du dédoublement du protocone. Ce mécanisme d'apparition d'une quatrième cuspide sur les molaires

Source : MNHN, Paris

supérieures se retrouve chez les Notharctidés et peut-être les Cynomorphes, et ne semble pas impliquer de relations phylétiques directes obligatoires entre ces groupes.

3-2. *Temporal.*

externe dont la structure évoque la disposition du plus évolué des LORISIFORMES, *Nycticebus*. Un orifice voisin du trou carotidien a été interprété comme l'orifice de Jacobson (Saban, 1963). Rappelons que l'individualisation d'un canal propre au nerf de Jacobson, à peiné ébauchée par l'apparition d'une petite épine subdivisant l'orifice carotidien chez quelques Lémuridés, n'est réalisée, chez les Lémuriens, que chez *Megaladapis*, les Indridés, Archaeolémuridés et les LORISIFORMES.

Le grand développement de l'écaille en hauteur rappelle *Megaladapis*.

4. *Affinités des Plésiadapidés.*

Plusieurs spécialisations rappellent des groupes épanouis ultérieurement : les incisives de type rongeur et l'extension des prémaxillaires rappellent *Daubentonia*, la présence d'un pseudohypocone, les Notharctidés, le développement d'un conduit auditif externe, les grands Lémuriens subfossiles... Il semble bien que ce soit là des tendances évolutives générales qui, comme la molarisation des prémolaires, apparaissent indépendamment dans des groupes qui peuvent être plus ou moins éloignés phylogénétiquement.

Le rapprochement des Plésiadapidés avec *Daubentonia* (= *Chiromys*) mérite une attention particulière car il a suscité de nombreux travaux. La dénomination de *Chiromyioides* Stehlin, 1916 ne laisse aucun doute sur l'opinion de l'auteur. Teilhard de Chardin (1922) englobe les Plésiadapidés et les Apatémyidés, autres formes tertiaires aux incisives de Rongeur, avec *Daubentonia*, dans la famille des Chiromyioidés. Après que Jepsen (1934) eut démontré que Plésiadapidés et Apatémyidés, correspondaient à deux *phyla* distincts, convergeant par certains caractères dentaires, Simpson (1935) s'est attaché à démontrer qu'aucun de ces deux groupes indépendants n'a de liaison directe avec *Daubentonia*. Ces arguments sont retenus par Russel (1964) mais ne sont pas partagé par Le Gros Clark (1934-1959) qui admet les idées de Stehlin.

4-1. *Caractères communs entre les Plésiadapidés et Daubentonia.*

— grand développement du prémaxillaire avec contact prémaxillo-frontal ;
— incisives très grandes, avec extension de la racine de l'incisive inférieure très loin en arrière ;
— grande extension de la partie faciale du lacrymal ;
— structure de la paroi interne de l'orbite ;
— pas de trou malaire, ni de trou rond distincts ;
— grande surface glénoïde ;
— griffes.

4-2. *Caractères distinctifs.*

En dehors de certains caractères primitifs propres aux Plésiadapidés (pas d'arcade post-orbitaire, présence d'une artère stapédienne inférieure, néoccipital non développé...) certaines dispositions s'opposent à celles des *Daubentonia*, en particulier le développement d'un conduit auditif externe.

D'autre part, parmi les caractères communs, certains correspondent à des dispositions primitives (orbite, trous malaire et rond, griffes). La forme de la fosse glénoïde, qui permet une grande mobilité de la mandibule est une adaptation liée au régime alimentaire.

Quant aux dents, principale base du rapprochement, il est montré que ce type diprotodonte peut apparaître dans des groupes bien distincts, les Plésiadapidés, les Apatémyidés (*Stehlinella*, *Sinclairella*) et les Rongeurs. Ce n'est donc pas un argument suffisant pour rattacher les premiers aux

Source : MNHN, Paris

Daubentonia, d'autant plus que les incisives elles-mêmes présentent dans les deux groupes, certaines différences :

— croissance continue chez *Daubentonia*,
— émail porté uniquement par la face antérieure des dents chez *Daubentonia*,
— structure différente de l'émail (Carter, 1922) : si, contrairement à la structure représentée chez les autres Lémuriens, il n'y a pas, dans les deux cas, de tube de dentine qui pénètre dans l'émail, la micro-structure de l'émail ne présente aucune similitude entre *Plesiadapis* et *Daubentonia*.

5. — *Conclusion.*

Il semble que les Plésiadapidés, qui se sont épanouis au début du Tertiaire, ne peuvent être, par leurs spécialisations dentaires et tympanales, à l'origine d'aucun Lémurien moderne, y compris, vraisemblablement, *Daubentonia*.

Il est probable que l'Amérique du Nord a été le centre évolutif des Plésiadapidés et les nombreuses affinités qu'ils montrent avec les Notharctidés nord-américains et surtout les Adapidés européens plus primitifs, laissent supposer que ces trois lignées s'apparentent de très près. Cependant, les spécialisations extrêmes des premiers montrent que ce *phylum*, apparu dès le Paléocène, était déjà séparé au Paléocène moyen ou peut-être même à l'origine des temps tertiaires.

b. 9 — *Les autres Primates du début du Tertiaire*

Simons (1962), parmi les formes de type « Lémurien », distingue au début du Tertiaire, quatre groupes :

1. — Les formes marginales, encore voisines des Insectivores :
— Amphilémuridés (*Amphilemur*, *Entomolestes*)
— Microsyopidés (*Microsyops*)
— Apatémyidés (*Stehlinella*, *Sinclairella*).

2. — Les formes spécialisées, d'extinction précoce, trop spécialisées dentalement pour être à l'origine des Lémuriens modernes :
— Plésiadapidés à dents de Rongeurs et ectotympanique allongé,
— Carpolestidés (*Saxonella*, *Carpolestes*) aux dernières prémolaires hypertrophiées,
— Anaptomorphidés (*Anaptomorphus*, *Tetonius*),
— Paramomyidés (*Phenacolemur*) avec une paire d'incisives inférieures hypertrophiées. Ces deux dernières familles présentent d'autre part des affinités tarsioïdes qui les font ranger quelquefois avec les Omomyidés dans une famille unique, les Anaptomorphidés.

3. — Les formes relativement primitives, qui pourraient, par leurs formes ancestrales, être à l'origine des Lémuriens actuels :
— Adapidés
— Notharctidés

4. — Les formes peu spécialisées, dont certaines, primitives mais insuffisamment connues pourraient être à l'origine des formes modernes :
— Omomyidés
— certains Paromomyidés et Anaptomorphidés.

Parmi les autres Primates aux affinités non lémuriformes, on trouve au début du Tertiaire les deux groupes suivants :
— Anagalidés (*Anagalopsis*, *Anagale*), originaires de Chine, généralement considérés comme souche des Tupaïidés.
— Nécrolémuridés (*Necrolemur*, *Microchoerus*) qui sont des TARSIIFORMES vrais.

Source : MNHN, Paris

b. 10 — *Conclusion.*

Ni les Plésiadapidés, ni les Notharctidés ne paraissent être à la base des LÉMURIFORMES actuels où ne manifeste aucune tendance à l'individualisation d'un pseudo-hypocone. C'est plutôt à partir des Adapidés à molaires supérieures tricuspides et à molaires inférieures à trigonide complet qu'on peut faire dériver les formes actuelles ou subfossiles qui comportent à la fois les Lémuridés à molaires supérieures trituberculées et les Mégaladapidés — Palaeopropithécinés à trigonide conservant trois cuspides distinctes.

La position phylogénique des Adapidés par rapport aux autres groupes analysés simultanément peut se résumer par le schéma (fig. 78) basé sur le premier plan factoriel de l'analyse crâniologique ou en faisant intervenir le facteur temps (fig. 79) sur lequel on ne dispose que de peu d'indications.

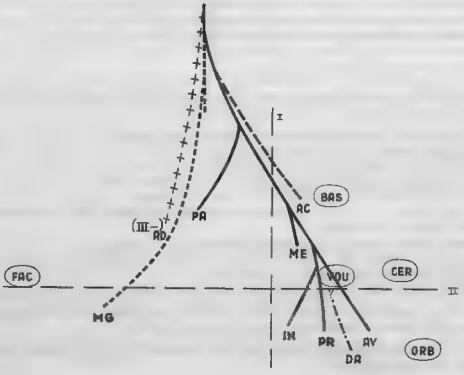


FIG. 78. — Indridés actuels et subfossiles ——, Archaeolémuridés — — —, Mégaladapidés (Lémuridés) - - - -, Adapidés + + +, Daubentoniidés — . — Esquisse phylogénétique basée sur l'analyse factorielle

AC : Archaeolémuridés, AD : *Adapis*, AV : *Lichanotus*, DA : *Daubentania*, IN : *Indri*, ME : *Mesopropithecus*, MG : *Megaladapis*, PA : Palaeopropithécinés, PR : *Propithecus*.

I-II-III : axes factoriels.

Variables crâniologiques : **BAS** : base du crâne, **CER** : cérébralisation, **ORB** : orbites, **FAC** : massif facial, **VOU** : voûte du neurocrâne.

Source : MNHN, Paris

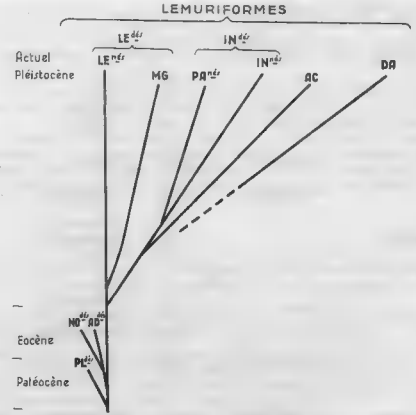


FIG. 79. — Indridés actuels, Lémuriformes subfossiles et fossiles, Daubentoniidés — Chronodendrogramme phylogénétique. AC : *Archaeolemur*, AD^{des} : Adapidés, DA : *Daubentonia*, IN^{acs} : Indrinés, LE^{des} : Lémuridés, LE^{acs} : Lémurinés, MG : *Megaladapis*, NO^{des} : Notharctidés, PA^{acs} : Palaeopropithécinés PL^{des} : Plésiadapidés.

C — LES LÉMURIFORMES

Dans cet infra-ordre, aux Cheirogaléidés, Lémuridés, Indridés, Archaeolémuridés et Daubentoniidés actuels et subfossiles (tab. 32), s'ajoutent les familles du début du Tertiaire, Adapidés, Notharctidés et Plésiadapidés.

a) — ANALYSES TYPOLOGIQUES.

L'analyse factorielle et la classification automatique portent sur 179 LÉMURIFORMES et 33 variables.

1. — *Analyse factorielle des correspondances.*

1-1. *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	46,1	14,7	10,5	6,3	5,8
		71,3			

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 32. — LÉMURIFORMES — Répartition des genres analysés.

Famille	Sous-famille	Code	Genres	Nombre
Lémuridés	Lémurinés	LE	*Lemur*	26
		1 LE	*Varecia*	5
		LE	*Pachylemur*	4
		HA	*Hapalemur*	11
	Lépilémurinés	LP	*Lepilemur*	31
	Mégaladapinés	MG	*Megaladapis*	5
Cheirogaléidés		MI	*Microcebus*	18
		CH	*Cheirogaleus*	15
		PH	*Phaner*	4
Indridés	Indrinés	AV	*Lichanotus*	11
		PR	*Propithecus*	15
		IN	*Indri*	8
		ME	*Mesopropithecus*	2
	Palaeopropithécinés	PA	*Palaeopropithecus*	3
		AI	*Archaeoindris*	1
Archaeolémuridés	Archaeolémurinés	AC	*Archaeolemur*	12
	Hadropithécinés	HD	*Hadropithecus*	1
Adapidés		AD	*Adapis*	1
Daubentoniidés		DA	*Daubentonia*	5

Le nuage des points-variables présente une forme générale intermédiaire d'une part entre celle des Lémuridés s.l., et d'autre part celle des Indridés, formes subfossiles et fossiles, la valeur de l'inertie des trois premiers axes se trouvant comprise entre celles de ces deux analyses ; dans l'étude des LÉMURIFORMES, 114 Lémuridés s.l. sont associés à 34 Indridés actuels, 5 *Daubentonia* et 26 formes disparues.

La représentation est bonne dans le premier espace factoriel, avec dominance de l'axe I.

1-2. *Les 33 points-variables.*

Premier plan factoriel.

On est immédiatement frappé par la très grande similitude de la distribution des 33 points-variables sur les diagrammes qui correspondent aux LÉMURIFORMES sans Lémuridés s.l. et à l'ensemble des LÉMURIFORMES : ceci signifie que les Lémuridés s.l. constituent un ensemble homogène qui correspond à des caractéristiques moyennes au sein de l'ensemble des LÉMURIFORMES qui comprend, d'autre part, des représentants beaucoup plus diversifiés qui, bien qu'en plus petit nombre, polarisent la distribution.

L'axe I correspond à un gradient entre les formes à museau allongé, petites orbites, neurocrâne relativement peu développé et les formes à face courte, grandes orbites, et neurocrâne cérébralisé.

Source : MNHN, Paris

Suivant cet axe, les variables liées à l'ouverture des fosses nasales (HNE et LNE) subissent, par rapport à l'analyse où ne figurent pas les Lémuridés s.l., une translation qui les rapproche du pôle facial. La hauteur de l'écaille (OLB) voit son point figuratif se rapprocher de l'origine, ce qui montre que les Lémuridés, par l'apport d'une masse importante de valeurs relativement stables pour cette grandeur, ont diminué le poids relatif des formes extrêmes.

Sur le deuxième axe, les variables faciales se projettent près de l'origine et jouent donc un rôle discriminant secondaire. Le pôle oculaire, associé à une faible constriction post-orbitaire, s'oppose au pôle neurocrânien et plus particulièrement aux variables liées à la largeur de la base du crâne (LBC, LBA, LSM, LPG). On retrouve l'antagonisme entre la largeur exterorbitaire (LEO), surtout liée à la dimension des orbites, et la largeur bizygomatique (LBZ) liée aux grandeurs basi-crâniennes. C'est surtout l' « extension sagittale des pariétaux » (BRL) et secondairement la « longueur de la voûte fronto-pariétale » (NLC et NLA) qui, en s'éloignant de l'origine suivant l'axe II, se déplacent lorsqu'on ajoute les Lémuridés s.l. dans l'analyse.

Axe III.

La distribution, suivant l'axe III, indépendamment d'une inversion de sens de l'axe dépourvue de signification, montre des modifications importantes par rapport au diagramme homologue précédent.

Les variables orbitaires présentent la même disposition relative qui oppose le diamètre des orbites à leur écartement, mais leurs points sont situés beaucoup plus loin de l'origine.

Les variables faciales sont davantage perturbées, signe d'une structure différente entre les Lémuridés s.l. et les autres LÉMURIFORMES. La longueur du palais (PAL) montre une plus grande variabilité par introduction des Lémuridés tandis que la longueur de l'arcade dentaire (ARD) devient plus homogène. C'est surtout les variables de l'ouverture nasale (LNE et HNE) qui changent de relations avec les autres variables, en passant d'un côté à l'autre de l'axe I : plus proches des variables basi-crâniennes suivant l'axe II, elles s'en éloignent suivant l'axe III.

Les variables neurocrâniennes subissent également d'importants déplacements. En général, les variables liées aux largeurs (LBC, LBA, LPG, LPB) se rapprochent de l'axe I en changeant quelquefois de côté, tandis que la hauteur (HCA) devient plus discriminante et s'éloigne de l'origine suivant l'axe III. Trois variables, BRL, OLB et HFM changent de demi-axe. La première, liée à l'extension des pariétaux, d'une position extrême opposée aux largeurs basi-crâniennes, passe à une position plus centrale. Quant à la hauteur de l'écaille occipitale (OLB), d'une position très excentrée au-delà des variables basi-crâniennes, elle se retrouve au pôle opposé, du côté des variables de la voûte frontale (NBC-NBA) comme chez les Lémuridés. La hauteur du *foramen magnum* (HFM), dans l'ensemble, apparaît mieux corrélée avec la largeur (LFM).

1-3. *Les 179 points-observations.*

Comme prévu après l'étude de la distribution des points-variables dans le premier plan factoriel, es LÉMURIFORMES non Lémuridés conservent presque exactement la même distribution que lorsqu'ils sont classés seuls. Par rapport à l'axe I, les Lémuridés s.l. se répartissent dans le même ordre que sur le diagramme homologue qui leur est exclusivement consacré, mais la répartition des genres devient très différente suivant l'axe II, fort peu discriminant pour ce groupe : les projections des points-observations s'écartent peu de l'origine et *Hapalemur*, *Lepilemur*, *Cheirogaleus* et *Phaner*, qui se projettent dans la même zône sur l'axe I, ont leurs nuages largement chevauchant par suite de la contraction suivant l'axe II (fig. 80).

Suivant l'axe III, la discrimination est bonne suivant les familles :

— les Cheirogaléidés (MI, CH, PH), étalés suivant l'axe I, sont rejetés loin de l'origine, du côté opposé aux grandes hauteurs neurocrâniennes (HCA, OLB), du côté du pôle orbitaire et de la variable mesurant l'écartement des trous ovales (LOV), particulièrement écartés par suite de la présence de trous déchirés moyens qui modifient l'architecture basi-crânienne.

Source : MNHN, Paris

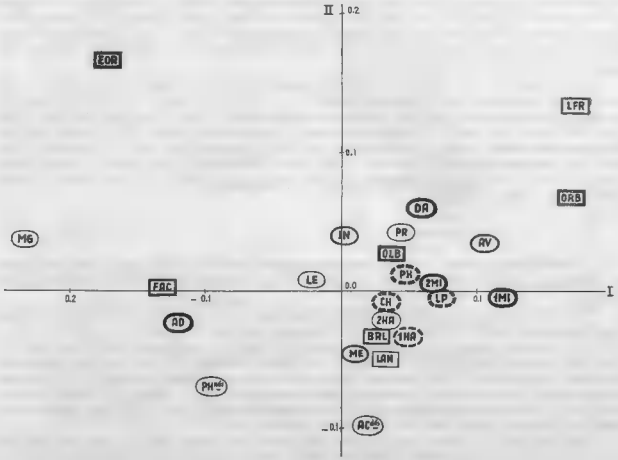


FIG. 80. — LÉMURIFORMES. — Analyse factorielle des correspondances. 179 observations — 33 variables. Diagramme simplifié.

barycentres des genres :

AC : Archaeolémuridés	AD : *Adapis*	AV : *Lichanotus*
CH : *Cheirogaleus*	DA : *Daubentonia*	1 HA : *Hapalemur griseus*
2 HA : *H. simus*	IN : *Indri*	LE : *Lemur*
LP : *Lepilemur*	ME : *Mesopropithecus*	MG : *Megaladapis*
1 MI : *Microcebus murinus*	2 MI : *Microcebus coquereli*	PA : Palaeopropithécinés
PH : *Phaner*	PR : *Propithecus*	

points-variables :

BRL : brugma-lambda	EOR : écartement des orbites	FAC : massif facial
LAN : largeur du neurocrâne	LFF : largeur frontale minimale	OLB : opisthion-lambda
	ORB : diamètres orbitaires	

I-II : axes factoriels
altitude par rapport au plan factoriel I :

— les Lémuridés (LE, HA, LP) sont situés non loin de l'origine par rapport aux axes I et III, surtout les *Lemur*. Les *Hapalemur* ont leur nuage, situé du côté du pôle orbitaire et des faces courtes traversé en son milieu par l'axe I : pour ces deux genres, l'axe III est peu discriminant.

Les *Lepilemur* sont légèrement décalés du côté des Cheirogaléidés auxquels ils ressemblent par le neurocrâne aplati (HCA, OLB) et la petite ouverture nasale. Leur museau allongé les éloignent davantage des Indrinés actuels que les *Hapalemur* qui en sont plus proches.

Source : MNHN, Paris

— les Indrinés actuels (IN, PR, AV), étalés parallèlement à l'axe I par rapport au gradient orbito-facial, situés du côté du pôle orbitaire par rapport à l'axe II, sont centrés sur les variables liées à la cérébralisation (HCA, LFR, voûte) par rapport à l'axe III. Les Indrinés subfossiles (ME) ont un comportement qui rappelle davantage celui des Archaeolémuridés.

— les Archaeolémuridés, associés aux *Indri-Propithecus* et à *Mesopropithecus* dans le deuxième plan factoriel (axes I et III), se trouvent, en compagnie des derniers, diamétralement opposés aux Indrinés actuels suivant l'axe II : les petites orbites et le fort rétrécissement post-orbitaire, associés à un élargissement de la base du crâne (LBC, LBA) en sont les causes principales.

— les *Palaeopropithecus*, décalés vers le pôle facial, sont décentrés du même côté que la plupart des autres formes subfossiles par rapport à l'axe II, tandis que l'axe III ne joue qu'un rôle peu important dans leur distribution.

— les Mégaladapidés prolongent le gradient orbito-facial des Lémuridés actuels bien au-delà du pôle facial, sous l'influence de l'effet de rejet créé par le faible développement relatif du neurocrâne.

— *Adapis* a sa position déterminée par la grande longueur de son massif facial et ses petites orbites.

— *Daubentonia* enfin, est mieux distingué des Indridés actuels suivant l'axe III : par rapport à celui-ci, les cinq points-observations sont groupés au voisinage des points-variables associés à la grande extension des frontaux (NBC, NBA) et du néooccipital (OLB).

2. — *Classification automatique par la variance.*

Le haut niveau de l'agrégation terminale (N.A. = 0,60) atteste l'hétérogénéité du groupe traité (fig. 81).

Au niveau des premiers regroupements, la répartition suivant les genres est réalisée, à l'exception des *Hapalemur*, subdivisés en deux groupes assez voisins (N. A. = 0,05), et surtout *Propithecus*, dont les deux espèces sont réparties dans les deux ensembles rattachés au niveau le plus élevé : *P. verreauxi*

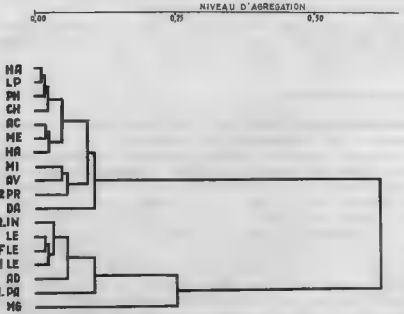


FIG. 81. — LÉMURIFORMES : Classification automatique par la variance — 179 observations — 33 variables. Dendrogramme simplifié.

AC : Archaeolémuridés, AD : *Adapis*, AV : *Lichanotus*, CH : *Cheirogaleus*, DA : *Daubentonia*, HA : *Hapalemur*, IN : *Indri*, LE : *Lemur*, 1 LE : *Varecia*, +LE : *Pachylemur*, LP : *Lepilemur*, ME : *Mesopropithecus*, MG : *Megaladapis*, MI : *Microcebus*, PA : Palaeopropithécinés, PH : *Phaner*, 1 PR : *Propithecus verreauxi*, 2 PR : *Propithecus diadema*.

Source : MNHN, Paris

(1 PR) est mêlé à *Indri* (IN), au voisinage des formes à museau allongé, tandis que *P. diadema* (2 PR) est rattaché à *Lichanotus* (AV) et aux formes à museau court.

En effet, les agrégations successives des divers genres ne respectent pas la classification zoologique. C'est le gradient suivant l'axe I qui introduit les grandes distinctions et les premières agrégations correspondent à des tranches du premier espace factoriel perpendiculaires à l'axe I.

Un premier centre d'agrégation correspond à une partie des *Hapalemur* (HA), situés près de l'axe I, auxquels s'ajoutent successivement des genres de plus en plus éloignés vers l'axe III : *Lepilemur* (LP), *Phaner* (PH) et *Cheirogaleus* (CH).

Le deuxième centre d'agrégation est excentré sur l'axe II et correspond aux Archaeolémuridés (AC-HD). Les agrégations en chaînes sont centripètes, en direction de l'axe I : sont successivement annexés, les Indrinés subfossiles (ME), puis partie des *Hapalemur* (HA). C'est par ce dernier genre, ainsi démembré, que les deux ensembles constitués sont réunis à un niveau encore modeste (N. A. = 0,10).

Le troisième centre correspond à la tranche la plus excentrée sur l'axe I, vers le pôle oculaire : *Microcebus* (MI), *Lichanotus* (AV) et *Propithecus diadema* (2 PR) sont successivement regroupés, à des niveaux beaucoup plus élevés que les genres précédents (N. A. = 0,05 à 0,06). Le rôle fondamental du gradient orbito-facial est mis en évidence par le choix de ces dernières associations qui sont préférées, malgré l'éloignement MI-AV suivant l'axe III de l'analyse factorielle, à CH-MI par exemple, plus voisins mais éloignés suivant l'axe I.

Daubentonia (DA) est rattaché à toutes les formes précédentes, caractérisées par un museau court et de grandes orbites, par l'intermédiaire de 2 PR et AV, mais très tardivement (N. A. = 0,11), par suite des grandes différences dans la sphérisation du neurocrâne et la constriction post-orbitaire.

Enfin, le premier groupe comporte les formes à museau allongé et orbites réduites parmi lesquelles sont intégrés la plupart des grands Indrinés (1 PR-IN).

Un premier centre d'agrégation regroupe autour de lui *Propithecus verreauxi* (1 PR) et *Indri* (IN), mal séparés. Cet ensemble est rattaché, à un niveau peu élevé (N.A. = 0,05) à un second ensemble dont le centre d'agrégation se situe parmi les *Lemur* qui sont groupés par enchaînement à un niveau très bas ; puis *Pachylemur* (11-12 LE = ∓ LE) et ultérieurement *Varecia* (1 LE) sont intégrés, par agrégations centrifuges successives en direction du pôle facial.

Les agrégations se poursuivent à des niveaux de plus en plus élevés, dans la même direction, suivant l'axe I : *Adapis* (AD, N.A. = 0,6), les Palaeopropithécinés (PA-AI, N.A. = 0,11) puis les *Megaladapis* (MG, N.A. = 0,26).

b. — Conclusions phylogénétiques.

Les études phylogénétiques consacrées aux Lémuridés s.l. d'une part, et aux Indridés et LÉMURIFORMES subfossiles et fossiles d'autre part, se complètent.

Du point de vue de la morphologie crânienne, on peut schématiser les enchaînements des divers groupes par une figure basée sur les résultats de l'analyse factorielle (fig. 82).

En dehors des Adapidés, les LÉMURIFORMES actuels et subfossiles, tous malgaches, montrent une évolution dans le temps, dans une direction correspondant approximativement à l'axe II, surtout caractérisée par l'acquisition de grandes orbites, la réduction relative de la largeur basi-crânienne et la diminution du rétrécissement post-orbitaire. On distingue essentiellement parmi eux, quatre nappes étalées suivant le gradient crânio-facial parallèle à l'axe I et empilées suivant l'axe III :

— Les Lémuridés, en position moyenne dans le plan I-II, avec une sous-famille caractérisée par l'extrême allongement du massif facial (Mégaladapidés), ont précocement donné naissance aux :

— Cheirogaléidés qui ont conservé un neurocrâne aplati et élargi à la base mais acquis une circulation céphalique et diverses dispositions qui annoncent les LORISIFORMES ;

— Indridés, par l'intermédiaire des Lépilémurinés ; la famille, caractérisée par sa cérébralisation a donné un rameau de représentants géants, les Palaeopropithécinés, et une famille qui n'a pas survécu, les Archaeolémuridés ;

— Les Daubentoniidés, très spécialisés se sont vraisemblablement séparés très tôt du tronc général des LEMURIFORMES.

Source : MNHN, Paris

FIG. 82. — LÉMURIFORMES — Relations Phylétiques basées sur l'analyse factorielle crâniologique 179 observations — 33 variables.

+ + + +	Adapidés	: AD : *Adapis*
- - - - - - - -	Lémuridés	: LE : *Lemur* s.l. — 1 HA : *Hapalemur griseus* — 2 HA : *H. simus* — LP : *Lepilemur* — MG : *Megaladapis*
————	Indridés	: IN : *Indri* — PR : *Propithecus* — AV : *Lichanotus* — ME : *Mesopropithecus* — PA : *Palaeopropithecus, Archaeoindris*
— — — —	Archaeolémuridés	: AC : *Archaeolemur, Hadropithecus*
. . . . .	Cheirogaléidés	: MI : *Microcebus* — CH : *Cheirogaleus* — PH : *Phaner*

I-II : Axes factoriels

altitude décroissante suivant l'axe III — — — — - - - - - ———— ———— ————

c. — LES GISEMENTS SUBFOSSILES DE MADAGASCAR ET LEUR ÂGE.

Les gisements de subfossiles sont extrêmement nombreux à Madagascar et généralement situés dans des dépressions marécageuses qu'on peut schématiquement répartir en trois types principaux (fig. 83) :

— Les marais des Hauts-Plateaux établis en amont de barrages constitués par des coulées de lave, dans la région de l'Itasy (Ampasambazimba) et d'Antsirabe (Morarano, Betafo).

— les dépressions côtières de l'Ouest au Sud, situées le plus souvent entre des cordons dunaires (Belo, Itampolo, Anavoha, Behavoha).

Source : MNHN, Paris

FIG. 83. — Gisements subfossiles de Madagascar.

Source : MNHN, Paris

— les dépressions marécageuses des terres basses et plates, mal drainées de l'Ouest (Tsirave, Ampoza) où se développent quelquefois des formations travertineuses tendres qui englobent les ossements de la faune subfossile (Taolambiby).

Enfin, les grottes (Andrahomana, Ankarana) ont fourni de rares mais très belles pièces squelettiques.

Il existe de nombreuses preuves de l'origine récente de cette faune dont les derniers représentants ont été probablement contemporains des premiers hommes ayant débarqué à Madagascar : citons en particulier, la présence d'os d'animaux domestiques importés, d'ossements façonnés par l'Homme et de débris de poteries dans les niveaux supérieurs des gisements subfossiles ; il semble d'autre part que le souvenir des grands Lémuriens ait été encore présent dans la mémoire des populations du Sud lors de l'arrivée des premiers Européens dans la grande Ile (Flacourt, 1661).

Une polémique s'est engagée sur le rôle de l'Homme dans la disparition de cette faune. Pour Battistini et Vérin (1967), le rôle de l'Homme aurait été fondamental et décisif, par la chasse et secondairement par la déforestation. En effet, les Lémuriens sont des formes arboricoles. Or, schématiquement, la forêt primitive malgache est maintenant cantonnée au versant oriental de l'Ile, suivant une bande s'étalant du Nord au Sud, entre les Hauts Plateaux et la côte. Partout ailleurs domine la savane, si ce n'est en quelques endroits privilégiés des Hauts-Plateaux où se retrouvent des îlots de « forêts primaires » avec faune caractéristique associée : ces formations végétales doivent être interprétées comme des reliques, des lambeaux résiduels ; en effet, dans une dépression située en amont d'un barrage constitué par une coulée volcanique du massif de l'Ankaratra se sont accumulés d'importants dépôts ossifères associés à de nombreux débris végétaux : à quelques fragments d'os appartenant à des représentants de la faune subfossile classique retrouvée en grande abondance dans les gisements voisins d'Antsirabe et de Betafo, *Aepyornis* et Hippopotames, sont mêlés des débris ligneux, troncs ou branches, des feuilles ainsi que des fruits. La plupart des espèces déterminées sont actuellement localisées dans la forêt orientale, située à soixante-dix kilomètres à l'Est du bassin versant qui a alimenté le gisement, et cette région est maintenant occupée par une prairie à Graminées.

D'autre part, les pédologues s'accordent pour admettre que la formation de l'argile latéritique qui couvre l'ensemble des Hauts-Plateaux s'est faite sous un couvert forestier actuellement disparu.

De même, l'étude des associations faunistiques subfossiles conduit à admettre un recul important et récent de la forêt : les divers gisements ont fourni, en plus des formes disparues, des ossements de petits Lémuriens qu'il est possible de rapporter aux formes actuelles arboricoles cantonnées aux seuls secteurs boisés.

Cependant notre étude des gisements du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar nous a conduit à penser que les grandes hécatombes sont probablement antérieures à l'arrivée de l'Homme à Madagascar : les datations absolues ont fourni pour ces gisements des âges compris entre 2800 et 1000 ans B.P., avec un maximum vers 2000-2300 (Mahé-Sourdat, 1971). C'est la rupture de l'équilibre biologique précaire d'une faune déjà en survie qui a entraîné sa disparition. Pour cette région, il est clairement démontré que des épisodes de sécheresse catastrophique ont décimé une population fragile et incapable de s'adapter à une aridification croissante qui peut se suivre dans la pédogenèse de moins en moins accentuée des sols quaternaires. Il n'en reste pas moins vrai que c'est probablement l'Homme qui a assuré l'extinction définitive des grands Lémuriens (*Pachylemur*, *Megaladapis*, *Mesopropithecus*, Palaeopropithécinés, Archaeolémuridés), lourds, massifs et lents, de l'Hippopotame nain, des grands Ratites (*Aepyornis*, *Mullerornis*), et des Tortues terrestres géantes, tandis que les formes légères et agiles ont subsisté jusqu'à nos jours.

Source : MNHN, Paris

III. — Les Lémuriens

a — Analyses typologiques.

Les analyses portent sur 159 individus qui se répartissent comme suit (voir tab. 33).

a.1 — *8 variables orbitaires.*

Rappelons que parmi ces variables, 5 sont directement liées aux orbites (HOR, LOR, LEO, LOP et LIO), deux autres indirectement (LBZ, OLB) et une troisième (BPR), mixte, sert de référence.

1. — *Analyse factorielle des correspondances.*

1-1 — *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	70,6	14,6	8,8	3	2
		94 %			

La prédominance du premier axe est extrême : il permet presque à lui seul l'interprétation de la distribution dont le premier plan factoriel donne une excellente image.

1-2. *Les 8 points-variables*

Axe I.

L'axe I est polarisé d'un côté par les diamètres orbitaires (LOR-HOR) et de l'autre par les écartements des orbites (LOP-LIO). Les autres variables ont leurs projections sur l'axe I peu excentrées et jouent donc un rôle moindre dans la discrimination des groupes.

Axe II.

On trouve à nouveau deux pôles, l'un correspondant à toutes les variables orbitaires et l'autre à l'association longueur du crâne (BPR) — largeur bizygomatique (LBZ). Ces deux ensembles de variables sont donc peu corrélées. Du côté du pôle orbitaire, la largeur interorbitaire (LIO) est très excentrée, nettement plus que la largeur bi-optique (LOP) : la première de ces deux variables fait l'objet de variations relatives beaucoup plus considérables que la seconde.

La hauteur de l'écaille occipitale (OLB) est remarquable par sa position centrale dans le plan factoriel I, ce qui semblerait attester sa grande stabilité.

Axe III.

L'observation précédente doit être corrigée par le rejet en position excentrée du point-variable OLB, sur l'axe III, du côté opposé au pôle orbitaire (HOR-LOR) et aux crânes allongés (BPR).

Les variables orbitaires s.s. jouent un rôle moindre par rapport à cet axe.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 33. — LÉMURIENS — Répartition des genres analysés.
(F : groupe ou genre exclusivement fossile ou subfossile)

Superordre	Famille	Sous-famille	Code	Genres	Nombre
LÉMURIFORMES	Lémuridés	Lémurinés	LE	*Lemur*	12
			1 LE	*Varecia*	4
			∓ LE	*Pachylemur* F	4
			HA	*Hapalemur*	6
		Lépilémurinés	LP	*Lepilemur*	6
		Mégaladapinés F	MG	*Megaladapis* F	5
	Indridés	Indrinés	AV	*Lichanotus*	5
			PR	*Propithecus*	5
			IN	*Indri*	4
			ME	*Mesopropithecus* F	2
		Palaeopropithécinés F	PA	*Palaeopropithecus* F	3
			AI	*Archaeoindris* F	1
	Archaeolémuridés F	Archaeolémurinés F	AC	*Archaeolemur* F	6
		Hadropithécinés F	HA	*Hadropithecus* F	1
	Adapidés F		AD	*Adapis* F	1
	Daubentoniidés		DA	*Daubentonia*	5
	Cheirogaleidés		MI	*Microcebus*	5
			PH	*Phaner*	4
			CH	*Cheirogaleus*	7
LORISIFORMES	Galagidés	Galaginés	GC-S-L	*Galago*	26
			EU	*Euoticus*	11
			GA	*Galagoides*	12
		Lorisinés	AR	*Arctocebus*	7
			LC	*Loris*	10
			NY	*Nycticebus*	10
			PE	*Perodicticus*	10

1-3. *Les 175 points-observations.*

Le premier espace factoriel est caractérisé par sa division en deux régions par le plan des axes II-III : d'un côté, les formes nocturnes (Cheirogaleinés, *Hapalemur griseus*, *Lepilemur*, *Lichanotus*, LORISIFORMES), vers le pôle orbitaire, et du côté opposé, les formes diurnes (*Indri*, *Propithecus*, et toutes les formes fossiles). Les Lémurs, plutôt crépusculaires, sont cependant tous rangés dans la partie consacrée aux diurnes, de même que *Hapalemur simus*. On retrouve ainsi une répartition analogue à celle obtenue par WALKER (1967) (fig. 67).

Source : MNHN, Paris

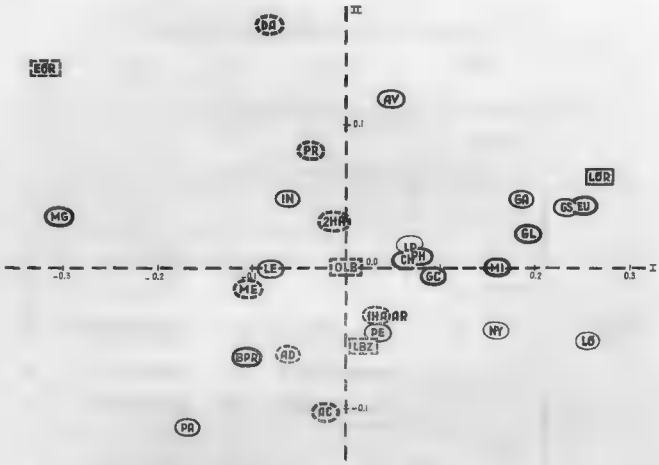


FIG. 84. — — LÉMURIENS Analyse factorielle des correspondances. 175 observations — 8 variables orbitaires. Diagramme simplifié.

barycentre des genres :

AC : Archaeolémuridés
AV : *Lichanotus*
GA : *Galagoides*
2 HA : *H. simus*
LO : *Loris*
MG : *Megaladapis*
PA : Palaeopropithécinés

AD : *Adapis*
CH : *Cheirogaleus*
GC, GL, GS : *Galago*
IN : *Indri*
LP : *Lepilemur*
MI : *Microcebus*
PE : *Perodictus*
PR : *Propithecus*

AR : *Arctocebus*
DA : *Daubentonia*
1 HA : *Hapalemur griseus*
LE : *Lemur*
ME : *Mesopropithecus*
NY : *Nycticebus*
PH : *Phaner*

points variables :

BPR : basion-prosthion

EOR : écartement des orbites
ORB : diamètres orbitaires

OLB : opisthion-lambda

I — II : axes factoriels
altitude par rapport au plan factoriel I. — — — — ----- ——— ——— ———

Le nuage de *Daubentonia*, situé du côté des formes diurnes, constitue une exception dans cette répartition : c'est la grande largeur interorbitaire (LIO) qui constitue le facteur directeur qui draine dans son voisinage les points-observations des *Daubentonia* aux orbites plus petites (HOR, LOR) et plus latérales (LEO) que chez les grands Indrinés. Le raccourcissement de la face (BPR) entraîne leur rejet en position extrême opposée, au-delà des Indrinés actuels, tandis que le grand développement du néooccipital (OLB) les en rapproche suivant l'axe III.

Source : MNHN, Paris

Sur le plan factoriel I, les formes fossiles (ME, PA, AC, AD) sont groupées dans le même quadrant, rejetées du côté opposé au pôle orbitaire suivant l'axe I et situées du côté des grandes largeurs bizygomatiques (LBZ) suivant l'axe II. Par rapport à l'axe III, les *Archaeolemur* (AC) et Indrinés subfossiles, très cérébralisés (BPR, OLB), à orbites frontales (LOP), sont situés du côté opposé aux *Adapis* et *Megaladapis*, tandis que les Palaeopropithécinés se situent en position intermédiaire.

Les Lorisinés et les Cheirogaleinés-Galaginés, étalés parallèlement à l'axe I suivant le gradient orbitaire, se répartissent en deux ensembles suivant l'axe II, surtout en fonction de l'écartement interorbitaire (LIO), beaucoup plus réduit chez les Lorisinés. La faible cérébralisation des Cheirogaleidés-Galaginés les distinguent des Lorisinés suivant l'axe III.

La direction des orbites est principalement conditionnée par la valeur relative de trois variables : l'écartement au niveau de leur rebord interne (LIO), et en profondeur, celui des trous optiques (LOP) et l'écartement des barres post-orbitaires (LEO) : si les orbites sont rapprochées sagittalement en avant, avec les trous optiques et les barres post-orbitaires écartées, leur plan est frontal. Ce sont les Lorisinés et particulièrement *Loris* (LO) qui correspondent le mieux à une telle répartition : situés dans le quadrant opposé à LIO-LEO dans le premier plan factoriel, ils sont disposés en position moyenne par rapport au troisième axe dont la signification orbitaire est moins marquée.

Les Lémurinés (LE-HA) et Lépilémurinés (LP) s'éloignent peu, en moyenne, de l'origine des trois axes, bien que les Lémurs s.l. présentent une vaste dispersion suivant l'axe II (*Pachylemur*, *Varecia*, *Lemur s.s.*) et l'axe III, surtout en fonction de l'allongement du crâne (BPR).

Les Indrinés actuels sont surtout polarisés par le grand écartement des orbites, le raccourcissement de la face (BPR) et le développement du néooccipital (OLB).

2. — *Classification automatique* (fig. 85).

Le processus d'agrégation se suit sur les diagrammes d'analyse factorielle et correspond à une progression suivant l'axe I, en s'éloignant du pôle orbitaire.

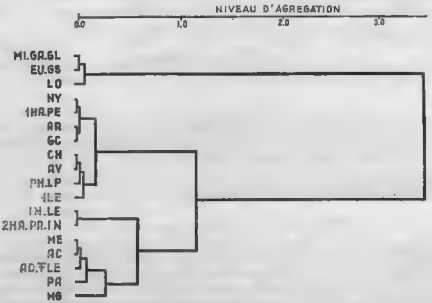


Fig. 85. — LÉMURIENS : Classification automatique par la variance. 175 observations — 11 variables orbitaires. Diagramme simplifié.

AC : Archaeolémuridés, AD : *Adapis*, AR : *Arctocebus*, AV : *Lichanotus*, CH : *Cheirogaleus*, DA : *Daubentonia*, EU : *Euoticus* GA : *Galagoïdes*, GC-GL-GS : *Galago*, 1 HA *Hapalemur griseus*, 2 HA : *H. simus*, IN : *Indri*, LE : *Lemur s.s.*, 1 LE : *Varecia*, ∓LE : *Pachylemur*, LO : *Loris*, LP : *Lepilemur*, ME : *Mesopropithecus*, MG : *Megaladapis*, MI : *Microcebus*, NY : *Nycticebus*, PA : Palaeopropithécinés, PE : *Perodicticus*, PH : *Phaner*, PR : *Propithecus*.

Source : MNHN, Paris

Le premier centre d'agrégation correspond aux formes à très grandes orbites, c'est-à-dire les Galaginés auxquels sont associés les *Microcebus murinus* (1 MI) et ultérieurement *Loris* (LO).

Les Lorisinés, autres que *Loris* et les plus grands des *Galago* (GC), constituent avec *Hapalemur griseus* (1 HA), un groupe qui se rattache à des formes nocturnes appartenant surtout aux Lémuridés s.l. : *Cheirogaleus* est réuni à un niveau très bas au seul Indriné nocturne, *Lichanotus* (AV) ; puis sont successivement rattachés *Lepilemur* et *Phaner*, très voisins, et enfin *Varecia*.

A ce groupe des nocturnes, fait face un ensemble de formes généralement diurnes, réparties en deux ensembles correspondant aux formes actuelles et aux formes subfossiles. Le premier comprend d'une part les *Lemur* (LE) et une partie des *Indri*, d'autre part la plupart des Indrinés diurnes et le très rare *Hapalemur simus* (2 HA). Le second, où ne se retrouvent que des genres disparus, regroupe ceux-ci par adjonctions successives : *Mesopropithecus* (ME), Archaeolémuridés (AC), *Pachylemur* (∓ LE) et *Adapis* (AD), Palaeopropithécinés (PA) et enfin *Megaladapis* (MG), agrégé à un niveau relativement élevé, supérieur à celui du regroupement Lorisinés-Lémuridés s.l. nocturnes.

La classification met donc en évidence cinq groupes principaux :

— des formes nocturnes de petite taille à grandes orbites (*Galago*, *Microcebus* et *Loris*) ;

— deux groupes de formes nocturnes de dimensions moyennes, les Lorisinés et les Cheirogaleidés, auxquels sont associés *Hapalemur* et *Varecia* ;

— deux groupes de formes presque toutes diurnes, plus grandes, les *Lemur*, *Daubentonia* et les grands Indrinés, et enfin les formes disparues, très variées, y compris les *Pachylemur* (+ LE) et les Indrinés subfossiles (ME).

a.2 — *15 variables du neurocrâne.*

1. — *Analyse factorielle.*

1-1. *Fidélité de la projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	41,7	19,5	14,2	7,0	4,9
		75,4			

Le premier espace factoriel à trois dimensions donne une bonne image du nuage multidimensionnel. Celui-ci est beaucoup plus globuleux que celui où interviennent les variables orbitaires et la disproportion entre l'influence respective des trois axes est moindre.

1-2. *Les 15 points-variables.*

Axe I.

Tous les points-variables se projettent non loin de l'origine, à l'exception de la « largeur frontale minimale » (LFR) liée à la « constriction post-orbitaire » (LFR). Parmi les autres points-variables, c'est la « largeur bi-pariétale » (LBP), située du côté de LFR qui s'oppose aux « longueurs neurocrâniennes » (NAB, NAO) : cet axe est essentiellement lié à la dolicho-brachio-céphalie : l'un des pôles correspond aux neurocrânes larges, courts et peu rétrécis en arrière des orbites, l'autre à des neurocrânes allongés, étroits, à constriction post-orbitaire marquée.

Les hauteurs neurocrâniennes (HCA, BBR, OLB) sont peu excentrées par rapport à cet axe.

Source : MNHN, Paris

Axe II.

Deux points-variables sont isolés à deux pôles opposés : la « hauteur de l'écaille occipitale » (OLB) et la « longueur sagittale des pariétaux » (BRL). La position centrale, légèrement décalée vers BRL, du point figurant la hauteur du *foramen magnum* (HFM), indique que la hauteur opisthion-lambda (OLB) s'accroît à la fois par réduction du *foramen magnum* et surtout par diminution des pariétaux qui voient leur longueur diminuer par suite de l'extension du néooccipital.

Axe III.

Les points-variables sont plus régulièrement étalés suivant l'axe III et le gradient s'établit entre les largeurs basales (LOV, LPG, LSM, LBC) d'une part, et les longueurs (NAO, NAB), la hauteur de l'écaille occipitale (OLB) et la largeur frontale (LFR) d'autre part : les formes dont le neurocrâne est à base courte et élargie, à forte constriction post-orbitaire, s'opposent, suivant cet axe, aux formes à neurocrâne plus allongé et étroit, mais moins comprimé en arrière des orbites, et au néooccipital mieux développé.

1-3. *Les 175 points-observations* (fig. 86).

L'axe I sépare nettement les formes actuelles des formes subfossiles et fossiles, y compris les *Pachylemur* : cette distinction est essentiellement dûe à la forte constriction post-orbitaire qui sépare les formes disparues des formes actuelles. Seuls les Mésopropithèques font exception à cette règle car ils sont intégrés parmi les formes encore représentées de nos jours.

D'une façon générale, pour les formes actuelles, les variables neurocrâniennes offrent une relative stabilité d'un groupe à l'autre comme le montrent les nombreux chevauchements et les grandes échelles utilisées pour représenter les nuages de points. L'axe I différencie généralement les divers genres des groupes naturels qui sont étirés suivant l'axe I et séparés suivant les axes II et III.

Par rapport à l'axe II, au double gradient BRL-OLB, les formes actuelles se répartissent grossièrement en trois ensembles :

— les Cheirogaleidés, en position moyenne, accompagnés des Lorisinés, au barycentre voisin, mais présentant une amplitude de variation plus grande entre *Arctocebus-Loris* (pôle BRL) et *Perodicticus* (pôle OLB) ;

— les Galaginés, excentrés vers le pôle pariétal (BRL) ;

— les Lémuridés, les Indrinés et *Daubentonia* décalés vers le pôle occipital (OLB).

Quelques formes appartenant au dernier groupe ne sont pas conformes à cette distribution et sont situées au pôle opposé, du côté de BRL : ce sont *Hapalemur griseus* (1 HA) pour les Lémuridés, *Lichanotus* (AV) actuel et *Mesopropithecus* (ME) subfossile pour les Indrinés : si le développement de l'écaille occipitale au détriment des pariétaux constitue un progrès évolutif, ces formes ont conservé, pour ce caractère, une disposition primitive.

Il faut noter que les formes diurnes sont situées du côté du pôle OLB, ce qui implique que les grandes orbites, caractéristiques des formes nocturnes, ne sont pas associées au développement de l'écaille occipitale qui, au contraire, s'étend en général davantage chez les formes diurnes. Cette tendance doit cependant être tempérée par les deux remarques suivantes : *Daubentonia*, forme très cérébralisée, aux organes sensoriels très développés, est nocturne. D'autre part, les formes subfossiles, ayant conservé de nombreux caractères archaïques, sont des diurnes dont l'écaille occipitale est peu développée.

L'unique *Adapis* (AD) est représenté par un point très excentré par rapport aux variables agissantes, LFR, BRL et OLB.

Par rapport à l'axe III, la variable excentrée OLB attire les mêmes groupes, *Daubentonia*, Indrinés, Lémuridés. Son action se trouve renforcée par les variables liées à la longueur du neurocrâne

Source : MNHN, Paris

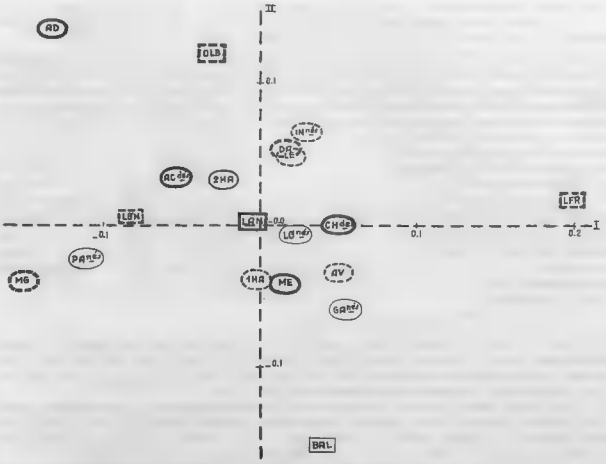


FIG. 86. — LEMURIENS : Analyse factorielle des correspondances. 175 observations — 15 variables du neurocrâne. Diagramme simplifié.

barycentre d'un groupe :

ACdes : Archaeolémuridés	AD : *Adapis*	AV : *Avahi*
CHdes : Cheirogaléidés	DA : *Daubentonia*	GAnes : Galaginés
1 HA : *Hapalemur griseus*	2 HA : *Hapalemur simus*	INnes : Indrinés
LOnes : Lorisinés	LEdes : Lémuridés	MG : *Megaladapis*
PAnes : *Palaeopropithecus*	PH : *Phaner*.	

points-variables :

BRL : bregma-lambda	LAN : largeur du neurocrâne	LFR : largeur frontale minimale
LON : longueur du neurocrâne	OLB : opisthion-lambda	

I-II : axes factoriels

altitude par rapport au plan factoriel I : — — — - - - - —— —— ——

(NAO, NAB) qui s'opposent à l'influence des variables liées aux largeurs (LOV, LPG...). Cet axe, qui correspond à la sphérisation du neurocrâne, étale les groupes dans l'ordre Cheirogaleinés, Galagidés qui envoient une apophyse avancée correspondant aux *Euoticus* (EU), Lorisinés qui s'avancent également très loin avec *Loris* (LO) et *Nycticebus* (NY), puis les Indrinés-Lémuridés et enfin les *Daubentonia* (DA).

Les espèces qui constituaient des anomalies par rapport à l'axe II sont réintégrées dans leur famille par rapport à l'axe III pour *Hapalemur griseus* (1 HA) et *Lichanotus* (AV). *Mesopropithecus* (ME) se maintient du côté des formes peu évoluées.

Source : MNHN, Paris

Deux nouvelles exceptions apparaissent : parmi les Cheirogaleidés, les *Phaner* (PH) se rapprochent des neurocrânes des Lémuridés, tandis que *Hapalemur simus* (2 HA) au neurocrâne court, à base élargie, reste distinct.

2. — *Classification automatique par la variance.* (fig. 87)

On retrouve cinq groupes rappelant les précédants et qui correspondent à la distribution suivant l'axe II de l'analyse factorielle pour les quatre derniers groupes. Le premier, largement différencié aussi bien par l'analyse factorielle (axe I) que par le niveau d'agrégation, correspond aux formes disparues.

Parmi les formes subfossiles, *Pachylemur* (∓ LE) et *Mesopropithecus* (ME) constituent des exceptions : les premiers sont classés avec les *Lemur* tandis que les seconds sont situés au voisinage de *Lichanotus*.

Le second groupe comprend la plupart des Galagidés (GA-GL-GS-EU) auxquels s'adjoignent une partie des *Loris* (LO) et *Phaner* (PH).

Le troisième groupe, hétérogène, rassemble les Lorisinés (LO, NY, AR) à l'exception des *Perodictus*, *Hapalemur griseus* (1 HA) et les Indrinés primitifs (AV, ME).

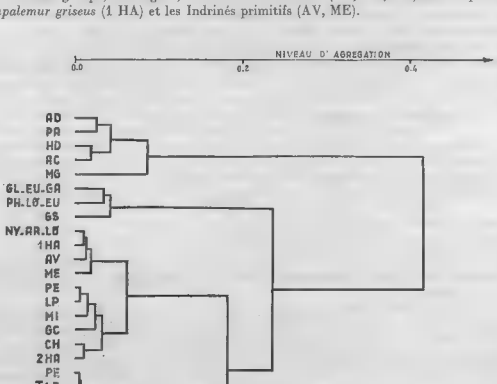


FIG. 87. — LÉMURIENS : Classification automatique par la variance 175 observations. — 15 variables du neurocrâne. Diagramme simplifié.

AC : *Archaeolemur*, AD : *Adapis*, AR : *Arctocebus*, AV : *Lichanotus*, CH : *Cheirogaleus*, DA : *Daubentonia*, EU : *Eusticus*, GA : *Galagoïdes*, GC-GL-GL : *Galago*, 1 HA : *Hapalemur, griseus*, 2 HA : *H. simus*, HD : *Hadropithecus*, IN : *Indri*, LE : *Lemur s.s.*, 1 LE : *Varecia*, 3 LE : *Lemur catta*, ∓ LE : *Pachylemur*, LO : *Loris*, LP : *Lepilemur*, ME : *Mesopropithecus*, MG : *Megaladapis*, MI : *Microcebus*, NY : *Nycticebus*, PA : Palaeopropithécinés, PE : *Perodictus*, PH : *Phaner*, PR : *Propithecus*.

Source : MNHN, Paris

Le quatrième groupe est également très hétérogène puisqu'il rassemble des Lorisiformes (GC-PE), la plupart des Cheirogaleidés (MI-CH), *Hapalemur simus* (2 HA) et *Lepilemur* (LP).

On retrouve dans le dernier groupe *Perodicticus* (PE), associé aux *Lemur* (LE) et aux grands Indrinés actuels (IN, PR).

La classification par la variance, basée sur les variables neurocrâniennes, donne des résultats médiocres qui sont le résultat d'une grande stabilité de cette partie du crâne où les variations intra-génériques sont quelquefois très importantes : les diverses formes de *Perodicticus* (PE) sont associées soit à *Microcebus* (MI) soit aux *Lemur* (LE).

a. 3 — *33 variables.*

1. — *Analyse factorielle des correspondances.*

L'analyse factorielle des correspondances porte sur des représentants couvrant l'ensemble des Lémuriens et les variables utilisées sont liées aux orbites, à la face et au neurocrâne. Pour cette dernière région, une 34e variable, la racine cubique de la capacité cérébrale (RCV) a été utilisée chez les 159 Lémuriens appartenant à l'ensemble précédemment traité et pour qui cette mesure a été possible.

La comparaison avec les diagrammes consacrés aux mêmes 175 Lémuriens et aux variables orbitaires et neurocrâniennes, ainsi que ceux relatifs aux 178 LORISIFORMES — 33 variables et aux 178 LEMURIFORMES — 33 variables permet d'apprécier l'influence réciproque des variables et des grands groupes parmi les Lémuriens.

1-1. *Fidélité de projection.*

Axes	1	2	3	4	5
Pourcentage d'inertie	58,2	9,6	9,0	5	4
		76,8			

Pour un total encore important du pourcentage d'inertie cumulé sur les trois premiers axes factoriels, l'axe I montre une forte prédominance surtout liée au rôle modeste de l'axe II dont l'inertie dépasse à peine celle de l'axe III.

Cette prédominance de l'axe I (% d'inertie = 58,2), qui se traduit pour l'inertie par des valeurs intermédiaires entre celles obtenues, pour les mêmes observations, avec les variables orbitaires (% = 70,6) et les variables neurocrâniennes (% d'inertie = 41,7), indique que le premier axe factoriel correspond à la superposition, plus ou moins parfaite, des axes des analyses élémentaires : au gradient orbitaire principal se superpose, dans la même direction, un gradient neurocrânien et un gradient facial. L'inertie résultante est faible sur le deuxième axe. Elle n'est pas transférée au profit du troisième, et les axes secondaires restent porteurs d'une importante inertie résiduelle.

1-2. *Les 33 points-variables.*

Premier plan factoriel.

Les variables orbitaires s.s. occupent des positions presque identiques à celles des points-variables homologues du diagramme consacré aux 175 Lémuriens — 8 variables orbitaires, en position relative comme en position absolue par rapport aux graduations des axes. La modification principale de la distribution correspond au rapprochement du pôle orbitaire (LOR-HOR) de l'axe I : la dimension des orbites perd son influence suivant l'axe II après introduction des variables neurocrâniennes.

Source : MNHN, Paris

L'adjonction de la 34e variable RCV (175 Lémuriens — 34 variables) renverse cette tendance et aboutit à une légère dispersion centrifuge des variables orbitaires : ce phénomène est certainement davantage lié à la suppression des *Megaladapis* et de la plupart des *Palaeopropithecus* qui, malgré leur faible effectif, ont une influence non négligeable par leurs caractéristiques orbitaires extrêmes.

Par rapport aux diagrammes consacrés aux deux superfamilles (179 LORISIFORMES — 33 variables et 179 LEMURIFORMES — 33 variables), le pôle orbitaire (HOR-LOR-LEO) se trouve en position intermédiaire, tandis que les écartements (LOP et LIO) sont nettement de type lémuriformes : le très fort gradient LIO-LOP propre aux LORISIFORMES est réduit et les deux points sont rejetés du même côté de l'origine par rapport à l'axe II.

Les points-variables liés au neurocrâne sont décentrés par rapport à leur position sur les diagrammes où ils sont seuls représentés (175 Lémuriens — 15 variables neurocrâniennes) : ils constituent, parmi l'ensemble des variables, un pôle neurocrânien qui s'oppose à un pôle facial. La répartition relative des points suivant l'axe I est la même, et pour LFR, point le plus excentré, l'abscisse absolue est identique. La variable mesurant la largeur bi-pariétale (LBP), lié à la sphérisation du neurocrâne, joue un grand rôle dans la distribution, puisque c'est le point-variable neurocrânien le plus éloigné de l'origine, dans la même direction que LFR. Par contre, par rapport à l'axe II, la distribution est très différente si on se réfère au diagramme consacré aux seules variables neurocrâniennes : la largeur frontale minimale (LFR) est très excentrée et parmi les autres variables, l'opposition ne se fait plus entre la hauteur de l'écaille occipitale OLB et la longueur des pariétaux (BRL), mais entre la première variable (OLB) et les variables mesurant la largeur de la base du crâne (LSM, LBA, LPG). Ceci correspond à une disposition qu'on retrouve sur les diagrammes consacrés aux LÉMURIFORMES, et avec des variantes aux LORISIFORMES pour lesquels BRL présente un pouvoir discriminant supérieur à celui de LFR, ce qui place ce point-variable au niveau du pôle orbitaire par rapport à l'axe I. Ceci entraîne, pour l'ensemble des Lémuriens, une position plus excentrée de BRL que chez les LÉMURIFORMES seuls et, au contraire, une position plus voisine de l'origine pour LFR.

La position de RCV (racine cubique du volume cérébral), relativement excentrée, montre la liaison de cette variable avec le développement de la région frontale (NBA et NBC mesurant l'extension sagittale des frontaux) et la sphérisation des pariétaux (LBP), qui constituent les points les plus voisins. La proximité des points-variables associés aux diamètres du *foramen magnum* (LFM-HFM) confirme la corrélation classique entre la surface du trou occipital et la capacité cérébrale.

Le diagramme aux 34 variables montre par rapport au diagramme à 33 variables des modifications importantes, en particulier la réapparition de l'opposition OLB-BRL qui se manifeste ici suivant l'axe I. Là encore, le changement de composition de l'effectif, avec la disparition des formes subfossiles géantes, se révèle plus importante que l'introduction d'une nouvelle variable sujette à des variations relatives assez peu importantes.

La répartition des variables faciales est très différente sur les diagrammes des LORISIFORMES et des LÉMURIFORMES. Dans le premier groupe, très homogène, le massif facial est relativement constant en longueur et ce sont les largeurs de l'ouverture nasale (LNE) et du palais (LM 2) qui sont les plus discriminantes. Les LÉMURIFORMES étudiés sont beaucoup plus variés, surtout pour l'allongement du museau : les trois variables NAP-PAL et ARD sont très excentrées, tandis que LM 2 reste près de l'origine. La combinaison de ces deux populations aboutit à une nouvelle association des points-variables faciaux : les trois points liés à l'allongement du museau sont très excentrés par rapport à l'axe I, davantage même que chez les LÉMURIFORMES et le gradiant longueur-largeur des LORISIFORMES se retrouve, parallèle à l'axe II.

Deuxième plan factoriel.

Sur le deuxième plan factoriel, les variables orbitaires (175 Lémuriens — 33 variables) ont, à une inversion près suivant l'axe III, la même répartition que sur le diagramme homologue où elles participent seules à l'analyse (175 Lémuriens — 8 variables orbitaires). Ce sont donc les axes factoriels orbitaires qui conservent, après adjonction de toutes les autres variables, la fonction directrice dans la répartition des points-variables et des points-observations pour les Lémuriens.

Source : MNHN, Paris

Sur le diagramme correspondant à 175 Lémuriens — 34 variables, la disposition est légèrement modifiée par éloignement, suivant l'axe III, dans le sens opposé à celui du pôle orbitaire (HFM, LFM), des points-variables liés à l'écartement des orbites (LIO-LOP).

Si on compare les diagrammes homologues consacrés aux LORISIFORMES et aux LÉMURIFORMES, on constate que les cinq points-variables orbitaires sont régulièrement répartis de part et d'autre d'une droite : chez les premiers, cette droite passe par l'origine et ne s'écarte que de très peu de l'axe I, surtout compte tenu de l'échelle doublée de l'axe III ; pour les seconds, la droite coupe l'axe III du côté opposé au pôle orbitaire et s'écarte largement de l'axe I. Les variables orbitaires conservent pour les LÉMURIFORMES, sur le troisième axe, un fort pouvoir discriminant que nous retrouvons en regroupant tous les Lémuriens : le pôle orbitaire (HFM-LFM) conserve sa position, mais les deux variables liées aux écartements (LIO-LOP) se rapprochent beaucoup de l'axe I et LIO passe du même côté de l'origine que HOR-LOR, ce qui entraîne la rotation de la droite qui coupe l'axe III du côté du pôle orbitaire. D'autre part, la situation par rapport à l'origine sur l'axe I varie considérablement : l'abscisse du pôle orbitaire est, pour l'ensemble des Lémuriens respectivement environ 2 et 1,6 fois plus grande que pour les LORISIFORMES et les LÉMURIFORMES : par rapport à l'axe I comme par rapport à l'axe III, la réunion des LORISIFORMES et des LÉMURIFORMES n'aboutit pas, pour les variables orbitaires, à une distribution intermédiaire mais contribue à augmenter la variabilité totale qui se traduit par une plus forte prédominance de ces variables sur l'axe I.

Pour les variables neurocrâniennes, par rapport aux diagrammes qui leur sont exclusivement consacrés (175 Lémuriens, 15 variables neurocrâniennes), les diagrammes correspondant à l'ensemble des variables (175 Lémuriens, 33 variables), on constate une curieuse inversion : suivant l'axe II, ce diagramme, indépendamment du rejet vers l'extérieur du point-variable LFR, montre une disposition opposant OLB aux variables mesurant la largeur du crâne (LSM, LBA, LPG) ; or cette disposition se rapproche beaucoup de la répartition des points-variables suivant l'axe III du diagramme neurocrânien (175 Lémuriens — 15 variables neurocrâniennes). Par contre, le diagramme global (175 Lémuriens — 33 variables — axes I et III) s'apparente, par l'opposition BRL-OLB au diagramme neurocrânien (175 Lémuriens — 15 variables, axes I et II). Lors de la réunion des variables, il y a presque coïncidence des axes I des analyses orbitaires et neurocrâniennes, sauf pour LFR, mais ce sont les axes II et III de chaque analyse qui se sont rapprochés, plutôt que les axes homologues, ce qui correspond à une rotation de 90° autour de l'axe I.

La capacité cérébrale (RCV) reste très voisine de la largeur bi-pariétale (LBP) qui apparaît comme la variable qui lui est la mieux corrélée. La longueur de la voûte frontale (NBA) est aussi fortement liée au volume crânien. Par contre, la hauteur du neurocrâne (HCA) et la surface du trou occipital (LFM et HFM) sont beaucoup moins significatives que l'étude du premier plan factoriel ne le laissait prévoir.

On retrouve sur ce deuxième plan factoriel une combinaison des deux diagrammes consacrés aux LORISIFORMES et aux LÉMURIFORMES. OLB reste excentré du côté opposé au pôle orbitaire dans tous les cas ; LFR, très excentré suivant l'axe III pour les premiers, l'est beaucoup moins chez les seconds et pour l'ensemble, mais son abscisse augmente sur l'axe I comme nous l'avons déjà vu ; BRL très excentré chez les LORISIFORMES, beaucoup moins chez les LÉMURIFORMES, l'est également pour les Lémuriens. LOV, opposé à OLB suivant l'axe III chez les LÉMURIFORMES et les Lémuriens traités avec les 15 variables neurocrâniennes, perd son importance suivant cet axe pour l'ensemble des Lémuriens par suite de son gain d'influence sur l'axe II. C'est la disposition qui se retrouve chez les LORISIFORMES.

Pour les variables faciales, les gradients opposés entre l'allongement du museau et l'augmentation de l'ouverture nasale, au lieu de s'établir suivant l'axe I comme chez les LÉMURIFORMES perdent de leur importance suivant cet axe et se retrouvent parallèlement à l'axe III, comme chez les LORISIFORMES.

1-3. *Les 175 points-observations* (fig. 88)

De façon générale, les familles ou sous-familles (Lémuridés, Cheirogaleidés, Indrinés, Lorisinés, Galaginés) ont leurs différents genres alignés suivant des directions qui s'écartent peu de l'axe I.

Source : MNHN, Paris

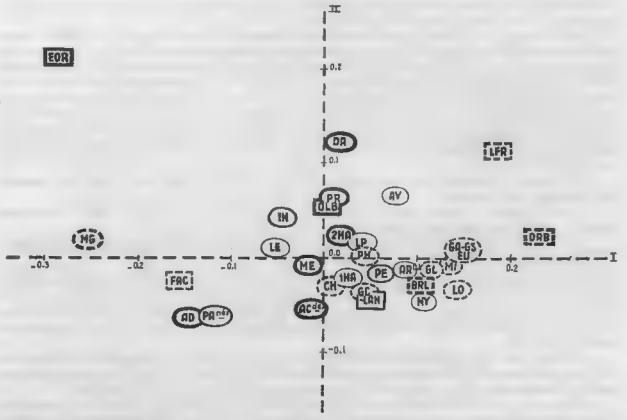


FIG. 88. — LÉMURIENS : Analyse factorielle des correspondances. 175 observations — 33 variables. Diagramme simplifié.

barycentre des genres :

AC : Archaeolémuridés
AV : *Lichanotus*
GA : *Galagoides*
2 HA : *Hapalemur simus*
LO : *Loris*
MG : *Megaladapis*
PA : Palaeopropithécinés
AD : *Adapis*
CH : *Cheirogaleus*
GC, GL, GS : *Galago*
IN : *Indri*
LP : *Lepilemur*
MI : *Microcebus*
PE : *Perodicticus*
PR : *Propithecus.*
AR : *Arctocebus*
DA : *Daubentonia*
1 HA : *Hapalemur griseus*
LE : *Lemur*
ME : *Mesopropithecus*
NY : *Nycticebus*
PH : *Phaner*

points-variables :

BRL : bregma-lambda
LAN : largeur du neurocrâne
EOR : écartement des orbites
LFR : largeur frontale minimale
ORB : diamètres orbitaires
FAC : massif facial
OLB : opisthion-lambda

I-II : axes factoriels

altitudes par rapport au plan factoriel I : — — — — ----- ——— ——— ———

La distribution, pour les 175 Lémuriens, est très semblable à la répartition obtenue avec les seules variables orbitaires, à quelques détails près. Les diagrammes apparaissent différents surtout par suite d'une échelle très dissemblable pour l'axe II : le diagramme où toutes les variables sont utilisées paraît extrêmement confus et écrasé avec ses échelles communes, à côté du diagramme orbitaire pour lequel les abscisses sur l'axe II sont multipliées par deux. En dehors de ces variations relatives d'échelle, l'introduction des variables neurocrâniennes, plus homogènes, concentre les points-observations dans le cadre des points-variables orbitaires, qui, comme nous l'avons vu, sont peu affectés par cette modification.

Source : MNHN, Paris

Parmi les différences de répartition des nuages par rapport aux diagrammes orbitaires, après introduction de la totalité des variables, signalons :

— dans le plan factoriel I, les nuages des Lorisinés et les Galaginés, allongés suivant deux droites légèrement divergentes, présentent peu de recouvrement sur le diagramme orbitaire, mais sont croisés en leur centre sur le diagramme à 33 variables où ils sont, d'autre part, intimement mêlés aux Cheirogaleidés.

— sur les seconds plans factoriels, les diagrammes à 8 variables orbitaires et à 33 variables diffèrent surtout, en dehors d'une inversion de polarisation de l'axe III, par une rotation de l'axe d'allongement du nuage, qui d'une position subparallèle à l'axe I, devient très oblique par rapport à celui-ci, les nuages génériques conservant la même position relative. Cette rotation, due à l'introduction des variables neurocrâniennes et faciales résulte surtout de la forte attraction de BRL sur les petites formes de LORISIFORMES (LO — GA — GL — GS — EU).

Daubentonia est moins isolé, par suite de l'introduction de variables pour lesquelles l'ensemble des Lémuriens est homogène.

C'est le cas inverse pour *Adapis* qui, pour les variables orbitaires, s'intègre dans le groupe des *Lemur* s.l., entre *Pachylemur* et *Varecia*.

Par rapport aux diagrammes obtenus avec 15 variables neurocrâniennes, les diagrammes à 33 variables sont très différents.

Sur l'axe I, le partage se fait entre les grands subfossiles et les formes actuelles pour les variables neurocrâniennes, tandis que pour l'ensemble, comme pour les variables orbitaires seules, le nuage des *Lemur* et des grands Indrinés actuels est séparé des formes moyennes et petites, du côté des subfossiles. Dans ce dernier cas, l'étalement des genres, beaucoup plus grand, résulte de l'influence dominante des variables orbitaires.

Suivant l'axe II, le gradient OLB-BRL du diagramme à 33 variables correspond mieux au troisième axe de l'analyse à 15 variables et la succession Cheirogaleidés, Galaginés, Lorisinés, Lémuridés, Indrinés, *Daubentonia*, diffère assez peu de la succession obtenue pour l'analyse complète.

L'ajout des LORISIFORMES aux LÉMURIFORMES ne modifie pas beaucoup la répartition de ces derniers, en dehors de la concentration déjà signalée, suivant les axes II et III, qui entraîne le rapprochement des Cheirogaléidés vers l'axe I.

Lichanotus est mieux intégré aux formes à crânes aplatis (Cheirogaléidés et LORISIFORMES) tandis que *Daubentonia* s'isole sur l'axe II plutôt que sur l'axe III.

Nous avons déjà vu que les alignements correspondant aux deux sous-familles de LORISIFORMES se manifestent également, avec une forte concentration, un décalage par rapport à l'origine et une rotation dans le plan factoriel II.

1-4. *Conclusion.*

Les variables orbitaires, par leur grande amplitude de variation, constituent les pôles essentiels de la distribution des points-observations : en particulier, la rotation de l'axe factoriel orbitaire (diamètres orbitaires — écartement des orbites), subparallèle à l'axe I pour les LORISIFORMES dans le deuxième plan factoriel et qui devient oblique par rapport à celui-ci chez les LÉMURIFORMES, entraîne la rotation de la disposition en V des premiers sur le diagramme consacré à la totalité des Lémuriens qui conserve la répartition des points-variables orbitaires des seconds, beaucoup plus hétérogènes. Quand l'ensemble de la population des Lémuriens est privé de la plupart des formes géantes, subfossiles et en particulier des *Megaladapis* (159 Lémuriens — 34 variables), la rotation n'a pas lieu et la répartition des LORISIFORMES est la même que lorsque ceux-ci sont étudiés seuls. Le rôle des variables neurocrâniennes est beaucoup plus complexe car les axes II et III des analyses factorielles orbitaires et neurocrâniennes ne se superposent pas, par suite d'une baisse dans la hiérarchie des axes, le gradiant OLB-BRL passant de l'axe II dans l'analyse neurocrânienne à l'axe III dans l'analyse globale : le premier plan factoriel de l'analyse globale a donc davantage d'affinités avec le second plan de l'analyse neurocrânienne qu'avec le premier.

Du point de vue de la répartition, l'ensemble LORISIFORMES-Cheirogaleidés constitue un groupe homogène dont s'échappent les Lorisinés caractérisés par une plus grande cérébralisation. Les

Source : MNHN, Paris

Lémuridés constituent une nappe intermédiaire, centrée sur l'axe I, avec une tendance à l'éloignement du pôle orbitaire pour les *Lemurs* s.l. qui ont acquis une vison diurne.

La troisième nappe est représentée par les Indrinés actuels, qui sont les Lémuriens au neurocrâne le plus arrondi et à la face réduite, et qui ont acquis un mode de vie diurne. *Lichanotus*, nocturne, au crâne plus aplati, reste proche des *Lepilemur* et des Cheirogaléidés.

Enfin, *Daubentonia*, par son neurocrâne volumineux, en relation avec des organes sensoriels très développés, se trouve en position très excentrée, du côté opposé aux Cheirogaleidés.

Les formes subfossiles sont isolées des formes actuelles, essentiellement par leur forte constriction post-orbitaire et leurs orbites de petites dimensions. C'est surtout la longueur relative du museau qui les distingue suivant l'axe I, dans l'ordre Archaeolémuridés et *Mesopropithecus*, Palaeopropithécinés puis *Megaladapis*.

2. — *Classification automatique par la variance.* (fig. 89)

La classification automatique par la variance met en évidence trois groupes principaux, le premier apparaissant nettement distinct. Ces trois ensembles, aux individus d'un même genre généralement bien regroupés, correspondent à des agrégations successives qui sont difficiles à suivre sur les diagrammes d'analyse factorielle à 33 variables avec lesquels certains résultats sont même difficilement compatibles.

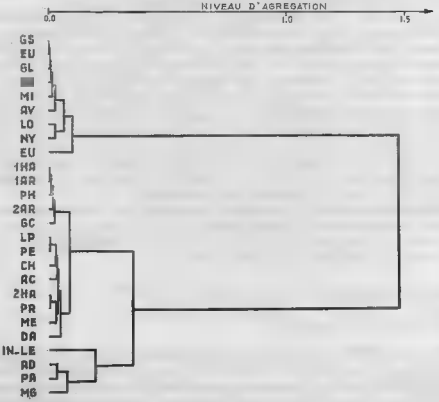


FIG. 89. — LEMURIENS : Classification automatique par la variance 175 observations — 33 variables. Diagramme simplifié

AC : Archæolémuridés, **AD** : *Adapis*, 1 **AR** : *Arctocebus calabarensis calabarensis*, 2**AR** : *A.c. aureus*, **AV** : *Lichanotus*, **CH** : *Cheirogaleus*, **DA** : *Daubentonia*, **EU** : *Euoticus*, **GA** : *Galagoides*, **GC-GL-GS** : *Galago*, 1 **HA** : *Hapalemur griseus*, 2 **HA** : *H. simus*, **IN** : *Indri*, **LE** : *Lemur s.l.*, **LO** : *Loris*, **LP** : *Lepilemur*, **ME** : *Mesopropithecus*, **MG** : *Megaladapis*, **MI** : *Microcebus*, **NY** : *Nycticebus*, **PA** : Palæopropithécinés, **PE** : *Perodicticus*, **PH** : *Phaner*, **PR** : *Propithecus*.

Source : MNHN, Paris

Certains mécanismes se comprennent mieux sur les diagrammes à 8 variables orbitaires, ce qui indique que l'influence des variables extrêmes est aussi plus forte dans le calcul des distances pour la classification automatique, de même que pour l'analyse factorielle.

En effet, les coupures entre les trois groupes déterminés par la classification correspondent à trois tranches de l'espace factoriel, construit sur les variables orbitaires, découpé par trois plans presque perpendiculaires à l'axe I.

Le premier groupe correspond aux petits Galaginés à grands yeux (GA — GS — GL — EU) auxquels sont associés *Microcebus* et *Lichanotus*, et auxquels viennent ultérieurement s'adjoindre les Lorisinés *Nycticebus* et *Loris*. Cette dernière subdivision est aussi liée aux variables orbitaires comme le montre le diagramme consacré aux 175 Lémuriens — 8 variables visuelles — Axes I-II.

Parmi les Galaginés, les regroupements se font par rattachements successifs dans un ordre qui ne correspond pas aux analyses à 33 variables où *Galagoïdes* (GA), *G. senegalensis* (GS) et *Euoticus* (EU) sont intimement mêlés : l'ordre EU — GS — GL — GA — MI correspond aux proximités relatives obtenues par l'analyse utilisant les variables orbitaires.

La présence de *Lichanotus* dans cet ensemble ne se comprend que si on se reporte aux diagrammes neurocrâniens où ce genre est englobé parmi les Galaginés.

La disjonction d'*Euoticus* en deux groupes qui ne sont rattachés qu'à un niveau relativement élevé et qui ne correspondent pas aux deux espèces, est d'interprétation plus difficile : le premier regroupement avec *G. senegalensis* exclut les représentants les plus éloignés, et les agrégations se faisant de proche en proche, ces derniers ne sont réunis que tardivement.

Le deuxième groupe, le plus important, est remarquable par son hétérogénéité : chacune de ses deux subdivisions contient des Cheirogaléidés, des Galaginés, des Lorisinés, des Lépilémurinés, auxquels s'ajoutent, dans le deuxième sous-groupe, *Propithecus*, *Daubentonia* et les Archaeolémuridés.

C'est surtout la disposition liée aux variables neurocrâniennes qui permet d'interpréter l'association *G. crassicaudatus* (GC), *Arctocebus* (AR), *Hapalemur griseus* (1 HA) et *Phaner* (PH). Par son neurocrâne, *Phaner* est isolé du reste des Cheirogaléidés et se rapproche de *Hapalemur*.

Le deuxième groupe de cet ensemble est particulièrement hétérogène et les niveaux d'agrégation sont plus élevés que dans le groupe précédent : on y distingue trois sous-ensembles dont chacun des genres est successivement rattaché par enchaînement, le dernier étant constitué des seuls *Daubentonia*.

Enfin, le troisième et dernier groupe, ne contient que des formes de moyennes et grandes tailles, toutes diurnes et pour la plupart des subfossiles, à l'exception de *Lemur* et *Indri*. Les Mésopropithèques sont rattachés, au sein du groupe précédent, aux Propithèques.

La classification automatique par la variance donne donc, pour l'ensemble des Lémuriens étudiés avec les 33 variables crâniennes, des résultats assez décevants. L'antagonisme entre deux groupes de variables, les variables orbitaires et les variables neurocrâniennes et faciales met davantage en évidence les ressemblances morphologiques que les liaisons phylétiques.

b) — ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE.

b. 1 — *Différenciation morpho-anatomique.*

Au cours de cette étude, les Lémuriens tels que nous les avons délimités sont apparus comme un groupe assez homogène dont les genres se répartissent en deux superfamilles, les LÉMURIFORMES et les LORISIFORMES. La distinction repose essentiellement sur l'anatomie de la base du crâne et l'irrigation de la tête, ainsi que sur d'autres particularités anatomiques (structure de la paroi orbitaire interne, participation du tympanal à la constitution de la bulle, pneumatisation de la région pétromastoïdienne du temporal). Parmi les LÉMURIFORMES, on distingue les Lémuridés et les Indridés qui représentent la plupart des Lémuriens malgaches, les Archaeolémuridés subfossiles et les Adapidés — Notharctidés tertiaires. Les LORISIFORMES groupent les Galaginés africains et les Lorisinés africains et indo-mélanaisiens. Entre ces deux groupes, les Cheirogaléidés associent à une structure générale lémuriforme des caractères typiquement lorisiformes qui font penser que des ancêtres des ces LÉMURIFORMES ont pu être à l'origine des LORISIFORMES. De même, les Lépilémurinés, qui, par leur

Source : MNHN, Paris

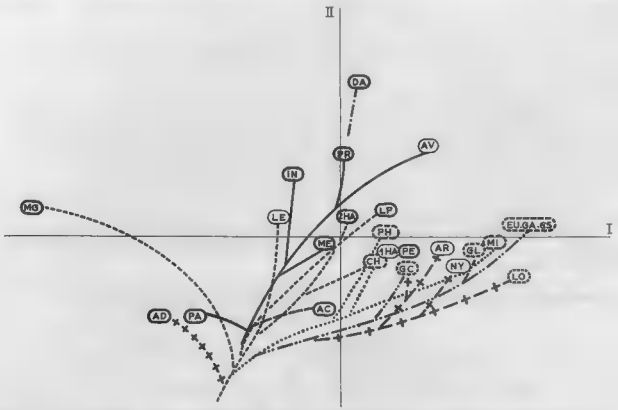


FIG. 90. — LÉMURIENS : Relations Phylétiques basées sur l'analyse factorielle crâniologique 175 observations. — 33 variables.

LEMURIFORMES

+ + + +	Adapidés	: AD : *Adapis*
--------	Lémuridés	: LE : *Lemur* s.l. — 1 HA : *Hapalemur griseus* — 2 HA : *H. simus* — LP : *Lepilemur* — MG : *Megaladapis.*
————	Indridés	: IN : *Indri* — PR : *Propithecus* — AV : *Lichanotus* — ME : *Mesopropithecus* — PA : *Palaeopropithecus, Archaeoindris.*
— — —	Archaeolémuridés	: AC : *Archaeolemur, Hadropithecus.*
. . . . .	Cheirogaléidés	: MI : *Microcebus* — CH : *Cheirogaleus* — PH : *Phaner.*

LORISIFORMES

— .. — ..	Galaginés	: GS : *Galago senegalensis* — GL : *G. alleni* — GC : *G. crassicaudatus* — GA : *Galagoides* — EU : *Euoticus.*
— + —	Lorisinés	: PE : *Perodicticus* — AR : *Arctocebus* — 10 : *Loris* — NY : *Nycticebus.*

I-II : Axes factoriels
altitude décroissante suivant l'axe III : — — — - - - ———— ———— ————

dentition s'apparentent aux Lémurinés, pourraient constituer le prolongement, jusqu'à nos jours, des formes-souches des Indridés.

Daubentonia constitue un cas particulier difficile à situer parmi les précédents : la structure du temporal et d'autres détails anatomiques en font un LÉMURIFORME mais la spécialisation extrême de la dentition en fait un rameau distinct. La structure très primitive du *neopallium* incite à admettre que sa différenciation a été très précoce.

Les grandes formes subfossiles, Mégaladapidés, Palaeopropithécinés et Archaeolémuridés qui, pour les deux premiers groupes au moins, semblent aberrants par la forme générale du crâne, entrent dans le cadre des groupes actuels, le premier parmi les Lémuridés, le second parmi les Indridés et le

Source : MNHN, Paris

troisième dans une famille distincte de la précédente par la dentition mais voisine par l'architecture crânienne.

L'origine de ces divers représentants doit être recherchée au début du Tertiaire où les formes, encore voisines des Insectivores, mais appartenant déjà aux Primates par leur architecture crânienne (présence d'une barre post-orbitaire) et le développement relatif de l'encéphale, sont relativement nombreuses.

Les Plésiadapidés, LÉMURIFORMES par leur région orbitaire et temporale, ont conservé de nombreux caractères archaïques (pas de diverticule D_1 au *recessus* hypotympanique, persistance d'un rameau inférieur à l'artère stapédienne, absence de barre post-orbitaire...). Ils acquièrent des spécialisations qui empêchent de les considérer comme souche directe des Notharctidés et des Adapidés (spécialisations dentaires qui rappellent les Rongeurs, tympanal allongé en conduit auditif externe...). Les trois groupes représentent trois séries évolutives distinctes issues de la souche originelle des Lémuriens.

Le très grand développement des incisives et des prémaxillaires ne semble constituer qu'un phénomène de convergence entre Plésiadapidés et *Daubentonia*.

Les Adapidés et Notharctidés sont des formes primitives mais qui présentent déjà de nombreuses spécialisations lémuriformes. Cependant par certaines adaptations dentaires, ils ne peuvent être considérés comme la souche directe des Lémuridés.

Ces filiations peuvent être synthétisées par un schéma dichotomique basé sur les résultats de l'analyse factorielle (fig. 90) et résumées dans un schéma morpho-phylogénétique (fig. 91).

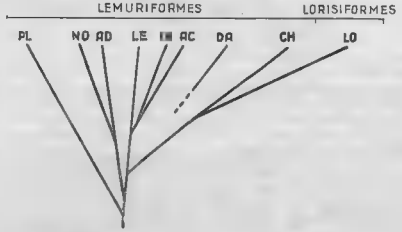


FIG. 91. — LÉMURIENS : Relations phylogénétiques basées sur l'anatomie comparée.
AC : Archaeolémuridés, AD : Adapidés, CH : Cheirogaleidés, DA : *Daubentonia*, IN : Indridés, LE : Lémuridés, LO : LORISIFORMES, NO : Notharctidés, PL : Plésiadapidés.

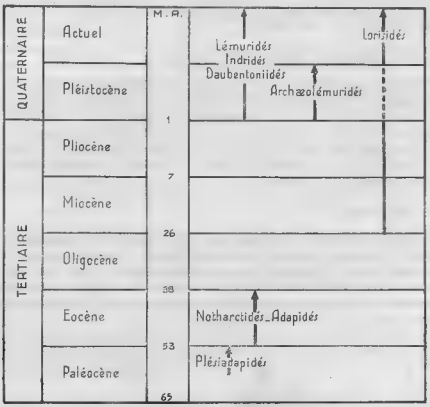
b. 2 — *Répartition dans le temps.*

Les principaux groupes de Lémuriens, tels que nous les avons définis, se répartissent, d'après les documents actuellement connus, suivant le tableau chronologique 34.

Ils constituent deux nappes principales. La première, paléocène et éocène, est représentée par les Plésiadapidés, les Adapidés et les Notharctidés. Ensuite, l'Oligocène correspond à un hiatus de 10 millions d'années qui n'a fourni aucun document paléontologique. Cette période est cependant essentielle dans la différenciation des formes actuellement représentées car, au Miocène, les Lémuriens sont déjà très voisins des formes modernes.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 34. — LEMURIENS : Répartition stratigraphique des Familles.



1. — *Les formes paléocènes.*

Nous avons vu que les Plésiadapidés, encore très voisins des Mammifères primitifs, sont cependant des LÉMURIFORMES archaïques par certains caractères mais la spécialisation extrême de leur dentition oblige à les considérer comme un rameau latéral dont les premiers représentants, présents dans les sédiments de la fin du Paléocène, se prolongent jusqu'au Cuisien au cours duquel ils ont été les contemporains des premiers Adapidés et Notharctidés.

2. — *Les formes éocènes.*

Les Adapidés et Notharctidés ont conservé des caractères communs primitifs qui sont présents chez les Plésiadapidés. C'est pourquoi la souche de cette famille est très certainement assez ancienne dans le Paléocène et ce sont les Adapidés, plus plésiomorphes, qui auraient donné naissance aux Notharctidés au début de l'Eocène. Il semble qu'aucune forme n'ait survécu à la fin de cette période.

3. — *Formes modernes.*

Différenciation des LORISIFORMES.

Les premiers LORISIFORMES sont représentés dans le Miocène inférieur et moyen par deux genres, *Progalago* et *Komba* : ils présentent déjà des caractères de LORISIFORMES bien affirmés

Source : MNHN, Paris

(structure de l'orbite, tympanal, circulation céphalique) mais conservent des caractères primitifs (dentition, membres) qui laissent supposer que la différenciation en Galaginés et Lorisinés n'était pas encore tranchée au Miocène inférieur.

Par contre, au Pliocène supérieur, des Galaginés étaient déjà représentés par des espèces très voisines des formes actuelles (*G. senegalensis*).

LÉMURIFORMES subfossiles et actuels.

Une très grande lacune subsiste dans l'histoire des LÉMURIFORMES puisque pendant une durée d'environ 37 millions d'années, entre le début de l'Oligocène et la fin du Pliocène, aucun document paléontologique pouvant se rapporter à ce groupe n'a été découvert.

Par contre, une très belle faune qui, à côté de formes actuellement encore vivantes, renferme des représentants beaucoup plus variés et originaux, a été mise au jour dans des formations récentes. Son extinction, qui semble avoir commencé il y a plus de 2000 ans, a été presque complète dès l'arrivée de l'Homme au x^{e} siècle et seuls les représentants les plus agiles ont survécu jusqu'à nos jours.

b. 3 — *Répartition dans l'espace.*

A ce hiatus chronologique correspond un hiatus géographique : les formes du début de l'Eocène sont réparties dans l'hémisphère Nord, en Europe occidentale et en Amérique du Nord, tandis qu'à partir du Miocène, les Lémuriens occupent leur aire de répartition actuelle : les LORISIFORMES en Afrique et Indo-malaisie, les LÉMURIFORMES à Madagascar et accessoirement aux Comores (fig. 92).

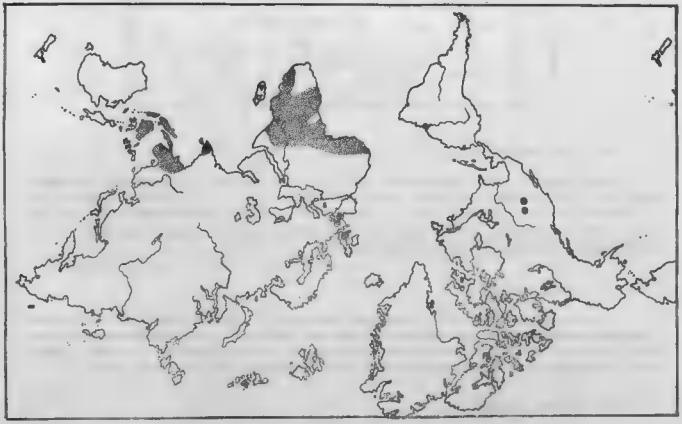


FIG. 92. — LÉMURIENS — Répartition géographique.

△ LÉMURIFORMES actuels :: LORISIFORMES actuels
▲ LÉMURIFORMES subfossiles + LORISIFORMES fossiles
● LÉMURIFORMES fossiles

Source : MNHN, Paris

1. — *Les formes de la fin du Paléocène et du début de l'Eocène.*

Il est tout à fait remarquable que les formes de la fin du Paléocène et du Cuisien montrent, dans tous les groupes, des représentants étroitement apparentés, simultanément en Amérique du Nord et en Europe Occidentale (fig. 93).

Pour les Plésiadapidés, le premier genre connu, *Pronothodectes*, des formations de Torrejon (Nouveau Mexique), semble voisin de la souche de *Cheiromyoides*, du Thanétien de la région de Reims (Berru, Cernay-les-Reims) et des *Plesiadapis*. Ceux-ci sont représentés du Paléocène supérieur au Sparnacien dans des bassins intramontagneux, dans les Montagnes Rocheuses du Canada (formation de Paskapoo dans l'Alberta), et du Nouveau Mexique (formations de Puerco, Torregon et Tiffany), en passant par le Montana (séries de Fort-Union), le Wyoming (formations de Fort-Union et de Clark Fork, prolongées par les séries de Green River, Wind River, Lost Cabin, Wasatch...) le Colorado, l'Utah (séries de Flagstaff). Simultanément, on les trouve en Europe dans les formations thanétiennes de la région de Reims.

Quant à *Platychoerops*, exclusivement européen, il est cantonné à la base de l'Eocène inférieur (Sparnacien et Cuisien) du Nord-Est de la France (Reims-Epernay), de Belgique (Orsmael-Brabant) et d'Angleterre (Herne Bay-Kent).

Pour les Adapidés et Notharctidés, qui ne sont connus qu'à l'Eocène, les niveaux du Sparnacien de la région d'Épernay en France et d'Abbey Wood en Angleterre ont fourni des dents attribuées au genre *Cantius* dont Russel et al. (1967) ont souligné les affinités avec *Pelycodus*, Notharctiné des niveaux inférieurs de Bridger.

On retrouve à cette période, comprise entre le Paléocène supérieur et l'Eocène moyen, les mêmes échanges faunistiques entre l'Europe et l'Amérique du Nord, chez les autres groupes de Primates : parmi les Anaptomorphidés typiquement nord-américains, *Berruvius*, *Phenacolemur* et *Teilhardina* constituent trois représentants européens des Anaptomorphinés, Paromomyinés et Omomyinés, mieux représentés en Amérique du Nord (fig. 93).

2. — *Formes de l'Eocène moyen et terminal.*

A la fin du Sparnacien, les Plésiadapidés ne sont plus représentés que par *Platychoerops* qui s'éteint à la fin du Cuisien.

Les Adapidés et Notharctidés constituent deux familles géographiquement distinctes : en Amérique du Nord, Notharctus relaie *Pelycodus* au Wasatchien, tandis que *Smilodectes* apparaît au Bridgérien ; en Europe, *Protoadapis* et *Adapis* se développent parallèlement, ainsi que d'autres genres (*Coenopithecus*, *Anchomomys*, *Pronycticebus*, *Gesneropithex*) qui ont été retrouvés, parfois en grande abondance en France (Reims-Epernay, Gypse de Montmartre, Phosphorites du Quercy), en Allemagne (Walbeck-Saxe), Suisse (Egerkingen) et en Grande Bretagne (Kent et Hampshire).

Les Anaptomorphidés ne comptent plus que des genres nord-américains tandis que les Microchoerinés (*Nannopithex*, *Necrolemur*, *Microchoerus*, *Pseudoloris*), rangés parmi les TARSIIFORMES, sont exclusivement européens.

3. — *Formes du Miocène au Quaternaire.*

Nous avons déjà signalé que les premiers LORISIFORMES, connus du Miocène inférieur, sont situés au cœur de l'aire de distribution actuelle du groupe (région orientale du lac Victoria). Les premiers Galaginés vrais du Pliocène sont également africains (Gorges d'Olduwaï).

Les LÉMURIFORMES subfossiles et actuels sont exclusivement malgaches, y compris les Cheirogaleidés qui développent de nombreuses tendances lorisiformes.

Il est intéressant de signaler que les petites formes qu'on trouve à l'état subfossile et qui ont persisté jusqu'à nos jours avaient une distribution compatible avec celle des représentants actuels. Seule l'aire de *Daubentonia*, représenté dans le Sud-Ouest, s'est notablement rétrécie (fig. 77).

Source : MNHN, Paris

POST-CUISIAN
the Early Oligocene
CUISIAN
SPANACIAN
LATE PALEOCENE
NOTHACTIDAE
ADAPIDAE
CARPOLESTIDAE
TARSIIDAE
ANAPTOMORPHINAE
OMOMYINAE
MICROSYOPIDAE
PLESIADAPIDAE
Nothactes
Smilodectes
Pronycticebus
Anchomomys?
Protoadapis
Adapis
Palaeolemur
Caenopithecus
Conopithecus
Donrussellia
Pseudoloris Microchoerus
Paramomyinae
Necrolemur
Dyctolemur
Stockia
Chumashius
Durrya
Omomys
Hemiacodon
Uintasorex?
Uintasorex
Uintasorex
Microsyops
Microsyops
Cantius
Cantius
Cantius

b. 4 — *Évolution paléo-bio-géographique.*

1. — *Évolution au début du Tertiaire*

La fin du Paléocène et le début de l'Eocène marquent une phase d'échanges intenses entre l'Europe et l'Amérique du Nord. Pour les Lémuriens, ces relations se traduisent par des affinités entre les genres et quelquefois les espèces de Plésiadapidés et entre les Adapidés et les Notharctidés. Ce ne sont là que des cas particuliers de similitudes de faunes de Mammifères comme on peut le constater sur la figure 94 qui illustre, d'après Simpson (1969), l'intensité des échanges intercontinentaux de l'hémisphère Nord : au début de l'Eocène, les faune d'Europe et d'Amérique du Nord avaient en commun la plupart de leurs ordres avec des pourcentages de genres similaires ; cette période correspond donc à une époque de migrations réciproques exceptionnelles qui implique des communications directes entre les deux continents.

Au contraire, le milieu de l'Eocène correspond à une époque de migrations faibles qui reprennent à la fin de la période. A ce moment, le coefficient de similitude 100 C/N_1 (C = Nombre de genres communs à deux faunes, N_1 le nombre de genres de la plus petite des deux faunes) des faunes de l'Asie centrale, de l'Europe et de l'Amérique du Nord montre que la première ressemble presque complètement aux deux autres qui n'offrent que peu de ressemblances entre elles : à la fin de l'Eocène, les échanges se sont effectués entre l'Europe et l'Amérique du Nord à travers l'Asie, par la Sibérie et l'Alaska. Eocène moyen et supérieur correspondent à la période d'indépendance complète des deux lignées, Adapidés européens et Notharctidés nord-américains.

2. — *Peuplement de Madagascar.*

2-1. *Époque de la traversée.*

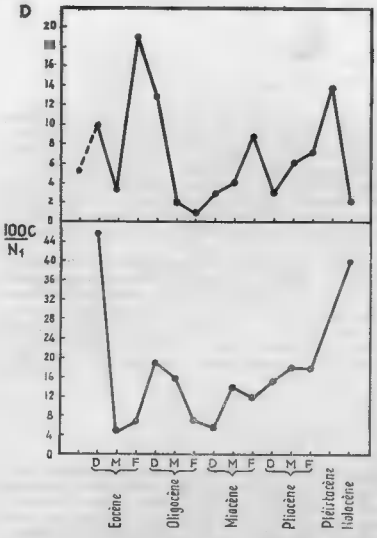
Nous avons déjà souligné la coïncidence qui existe entre la lacune de nos connaissances entre la fin de l'Eocène et le début du Miocène et la modification complète des aires de répartition des Lémuriens de part et d'autre de ce laps de temps qui correspond à l'Oligocène qui a duré 10 millions d'années : les formes antéoligocènes sont réparties dans l'hémisphère Nord tandis qu'à partir du Miocène, elles deviennent australes. En réalité, ce cadre est très schématique car il semble que les faunes mamaliennes du premier tiers du Cénozoïque aient été fondamentalement les mêmes en Afrique et en Eurasie, malgré l'absence totale de documents paléontologiques pour cette période. Il est impossible d'affirmer à partir de quel continent se sont effectuées les premières migrations. Le désert du Sahara ne constituait pas encore la barrière écologique qui cantonne la faune africaine au Sud du désert. Il est donc probable que des LÉMURIFORMES voisins des Adapidés peuplaient les forêts de l'Afrique de l'Est dès l'Oligocène et probablement plus tôt. Mais les premiers Lémuriens connus de l'hémisphère austral sont des LORISIFORMES, intermédiaires entre les Galaginés et les Lorisinés, contenus dans des niveaux du Miocène inférieur. A cette époque, la différenciation des deux groupes fondamentaux de Lémuriens est établie. L'absence de tous restes de LÉMURIFORMES sur le continent africain rend plausible leur extinction sur ce continent après la colonisation du microcontinent malgache. Le passage aurait par conséquent eu lieu avant le Miocène.

Les autres groupes de Vertébrés confirment et complètent ces données.

Les Carnivores malgaches, tous endémiques, renferment un genre monospécifique, *Cryptoprocta ferox*, que ses caractères primitifs, voisins des Nimravinés, Félidés de l'Oligocène, ont conduit à classer, suivant les auteurs, au voisinage des Herpestinés (Mivart et Lydekker), des Félidés (Gregory), des Viverridés (Simpson). Quant aux Centétidés, groupes des Hérissons endémiques malgaches, c'est vers *Palaeoryctes* du Paléocène moyen du Nouveau Mexique qu'il faut en chercher l'origine.

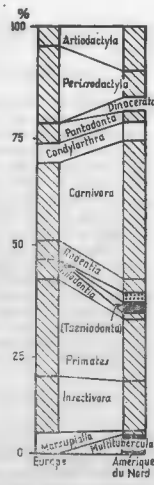
Les Tubulidentés sont représentés dans la faune subfossile par le genre *Plesioryctéropus* dont on ne connaît qu'un squelette incomplet qui laisse quelque incertitude quant à sa position systématique. Si comme il est probable, c'est un Tubulidenté, il pourrait s'agir d'une forme primitive, différenciée

Source : MNHN, Paris



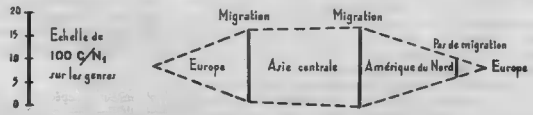
D : nombre de détails qui mettent en évidence les échanges entre l'Eurasie et l'Amérique du Nord.

100C/N1 { C : nombre de genres communs aux deux continents. N1 : nombre de genres de la plus petite faune.



Début de l'Eocène

Pourcentage de genres de chaque faune.



Fin de l'Eocène

Ressemblances entre les faunes de Mammifères terrestres en Europe, Asie centrale et Amérique du Nord.

FIG. 94. — MAMMIFÈRES TERRESTRES : Échanges faunistiques au début du Tertiaire entre l'Europe et l'Amérique du Nord. (d'après SIMPSON — 1969)

Source : MNHN, Paris

avant l'*Orycteropus* actuel qui est déjà présent dans le Miocène supérieur d'Algérie et le *Myorycteropus* du Miocène de l'Ile Rusinga (Afrique Orientale), qui n'est peut-être qu'une espèce du genre précédent.

L'avifaune subfossile renferme des Ratites qui sont parmi les plus grands Oiseaux connus : les *Aepyornis*, dont l'espèce la plus grande, *A. maximus*, atteint presque trois mètres de hauteur, sont des formes lourdes et massives qui se rattachent aux fossiles de l'Oligocène du Fayoum.

En fait, de très nombreux Vertébrés de Madagascar, où ils sont strictement endémiques, ne se rattachent de près à aucun groupe actuellement vivant sur le pourtour de l'Océan Indien. Au contraire, par la conservation de caractères archaïques, ils évoquent plutôt les formes fossiles du début du Tertiaire qu'on trouve surtout en Europe et en Amérique du Nord. Ainsi se confirme l'existence de une ou plusieurs phases de peuplement antéoligocène.

Par contre, l'Hippopotame nain subfossile, *Hippopotamus lemerlei* et le Crocodile subfossile et actuel, *Crocodilus niloticus*, se rattachent très étroitement respectivement au même genre (*H. amphibius*) et à la même espèce vivant actuellement en Afrique. Ces derniers sont d'apparition très récente et leurs ressemblances impliquent l'existence d'une nouvelle vague de peuplement au cours du Quaternaire.

2-2. *Groupes colonisateurs.*

Deux types au moins de LÉMURIFORMES doivent avoir assuré la colonisation de l'Ile où la diversité des niches écologiques et l'absence de prédateurs ont provoqué une nouvelle radiation, parallèle à celle des LORISIFORMES africains et mélanésiens : un type de Cheirogaleidé primitif, souche des Cheirogaleidés actuels et des LORISIFORMES, et un type de Lémuridé primitif, souche des Lémuridés subfossiles et actuels, des Indridés subfossiles et actuels sont la lignée est elle-même à l'origine des Archaeolémuridés. Si, comme nous le supposons, les *Daubentonia* constituent un groupe précocement détaché des ancêtres des Lémuridés, il faut éventuellement envisager le passage d'une troisième forme (fig. 95).

2-3. *Origine de la faune malgache.*

Dans un article consacré à l'origine de la faune malgache, MILLOT (1952) rappelle les affinités de la Grande Ile avec les étendues continentales qui l'entourent, au-delà des mers. C'est inconstestablement avec la province éthiopienne que les ressemblances sont les plus grandes. Citons, parmi les exemples très nombreux, les plus célèbres : parmi les Mammifères, l'Hippopotame nain subfossile, très voisin de l'*Hippopotamus amphibius* et les Tenrécidés ; parmi les Oiseaux, lorsque le groupe est présent en Afrique, en Asie et à Madagascar, les formes malgaches se rattachent toujours aux formes africaines et beaucoup de formes caractéristiques de l'Afrique, à l'exclusion de l'Asie, se retrouvent à Madagascar ; les Crocodiles et les Caméléons, de nombreux Invertébrés (Lamellibranches d'eau douce, Gastéropodes terrestres, Crabes d'eau douce, Coléoptères, Arachnides...) démontrent que l'essentiel de la faune malgache est d'origine africaine.

Les Lémuriens malgaches se rattachent, non aux LORISIFORMES actuels, mais aux Adapidés éocènes d'Europe. Il en est de même pour les Carnivores : le Cryptoprocte dérive probablement d'une forme voisine de *Proclurus* des phosphates oligocènes du Quercy qui contiennent également un *Aeluroctes* qui s'est perpétué jusqu'au Quaternaire à Madagascar (JOLEAUD, 1924).

Quelques similitudes avec les faunes sud-américaines ont été mises en évidence, en particulier pour les Reptiles (Boïdés, Iguanidés, Tortue *Podocnemys*, Papillons du groupe des Morphos et nombreux Coléoptères et Orthoptères, ainsi que des Mollusques terrestres et dulcaquicoles...).

Par contre les affinités avec les faunes indo-malaises sont faibles : nulles pour les Mammifères, elles sont réelles pour quelques Vertébrés (Oiseaux, *Rhacophorus* pour les Grenouilles) et de nombreux groupes d'Insectes (Diptères et Coléoptères) ainsi que pour les Diplopodes Sphaerothéridés. Ces faibles apports correspondent à un peuplement accidentel favorisé par le régime des vents et des courants de l'Océan Indien Oriental. Notons cependant qu'il n'y a pas davantage d'affinités avec les faunes indo-pacifiques qu'avec les Iles voisines des Seychelles, la Réunion et Maurice. Par contre, les ressemblances sont grandes avec les Comores et Aldabra.

Source : MNHN, Paris

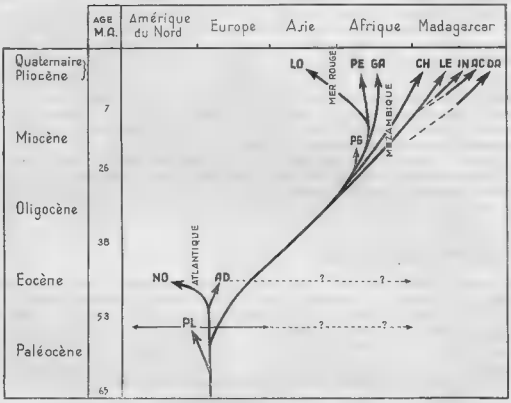


FIG. 95. — LÉMURIENS : Évolution paléobiogéographique.

AC : Archaeolémuridés, AD : Adapidés, CH : Cheirogaléidés, DA : *Daubentonia*, GA : Galaginés, IN : Indridés, LE : Lémuridés, LO : Lorisinés indo-mélanaisiens, NO : Notharctidés, PE : Lorisinés africains, PG : Progalaginés, PL : Plésiadapidés.

Ces considérations nous conduisent à admettre la nécessité de communications entre l'Afrique et Madagascar, à travers la barrière que constitue le canal de Mozambique.

2-4. *Le canal de Mozambique.*

bathymétrie.

Le canal de Mozambique se présente comme un détroit qui sépare Madagascar de l'Afrique. Sa largeur minimale, entre le cap Saint André et Mozambique atteint 400 kilomètres et sur presque toute sa largeur, s'étend une zone abyssale continue qui dépasse 2000 mètres (fig. 96). Cette profonde dépression s'interrompt au Nord au niveau de l'isthme de la presqu'île comorienne qui porte les îlots volcaniques des Comores et divers hauts-fonds coralligènes et récifs sous-marins (bancs du Castor, du Leven, du Geyser, Voltigeur, Nécessaire, Bornéo...) dont la profondeur est toujours inférieure à 100 mètres.

D'autre part, au niveau du Cap Saint-André, le plateau continental s'avance largement vers l'Afrique et porte également des récifs immergés.

Vents.

Les régimes de vents ont fait l'objet d'études approfondies car, dans l'Océan Indien, ils constituent le moteur principal des principaux courants transocéaniques et, de leur interprétation, dépen-

Source : MNHN, Paris

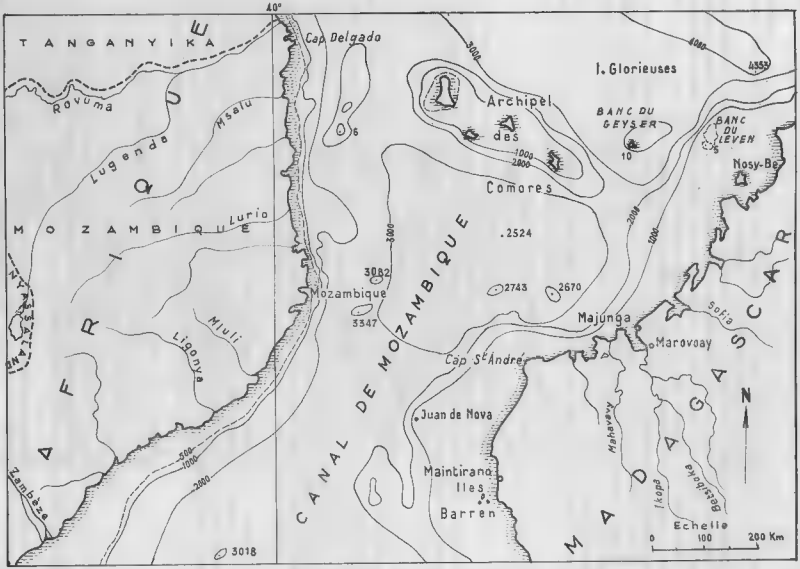


FIG. 96. — Canal de Mozambique Nord.
(d'après la Carte Générale Bathymétrique des Océans — Monaco)

Source : MNHN, Paris

dent les théories sur le peuplement humain de Madagascar durant le dernier millénaire (Donque, 1965).

L'océan Indien est coupé en son milieu par l'équateur, et les courants de la basse atmosphère se rattachent au mécanisme théorique qui régit les régions intertropicales, avec de profondes modifications liées à l'établissement de vents saisonniers, les moussons.

Schématiquement, de part et d'autre de l'équateur, dans la zone de 20 à 40° de latitude Nord ou Sud, on trouve une bande discontinue de cellules anti-cycloniques, la zone des hautes pressions intertropicales. De ces zones, convergent vers l'équateur des vents réguliers et doux, déviés vers l'Ouest par la force de Coriolis : ce sont les alizés. La zone de convergence tropicale (C.I.T.), où les mouvements ascendants dominent, correspond à la zone des basses pressions tropicales.

Ce schéma doit être corrigé par une migration saisonnière de la C.I.T. de part et d'autre de l'équateur (fig. 97). C'est ce mouvement, exceptionnellement important dans l'Océan Indien où il atteint 37° au niveau du méridien de Madras, joint à la perturbation provoquée par les masses continentales,

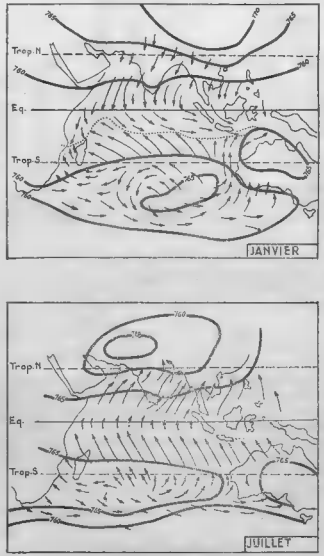


Fig. 97. — Océan Indien. Répartition des pressions au sol.
..... C.I.T. zone de convergence intertropicale (*in* Donque, 1965).

Source : MNHN, Paris

qui provoque les inversions de vents de moussons qui sont surtout sensibles dans la partie septentrionale de l'Océan. Nous nous intéresserons cependant surtout à l'hémisphère Sud où est situé Madagascar.

Pendant l'été austral, en Janvier, la C.I.T. est dans sa position la plus au Sud, à environ 7° en dessous de l'équateur. L'alizé austral souffle régulièrement vers le N.W. dans une zone comprise entre 10°5 et 2°5. Dans la partie Nord de l'Océan Indien (mer d'Oman, golfe du Bengale) l'alizé septentrional souffle vers le S.W et constitue la mousson d'hiver. Mais en franchissant l'équateur, l'alizé subit une déviation contraire à celle de son hémisphère d'origine, et s'oriente vers le SE : c'est la mousson asiatique.

La C.I.T., au voisinage du continent africain, a tendance à s'incurver vers le Sud et peut atteindre, au niveau de Madagascar, la latitude de 20° : la partie NW de l'Ile peut ainsi recevoir des vents opposés à ceux que reçoit la côte Est.

Durant les mois suivants, la C.I.T. remonte progressivement vers le Nord et atteint en Juillet 27° N de latitude, c'est-à-dire les contreforts de l'Himalaya. La totalité de l'Océan Indien est alors sous l'influence de l'alizé austral. Dans l'hémisphère Sud, il conserve son orientation SE-NW mais tourne au niveau de l'équateur pour prendre dans la zone australe une direction SW-NE qui correspond à la mousson océanique d'Inde et de Malaisie.

courants.

Nous nous intéresserons essentiellement aux courants de l'hémisphère Sud. Leur direction est sous la dépendance des vents et ils sont par conséquent saisonniers.

Pendant l'été austral, la zone de convergence subtropicale (C.I.P.) situé entre 10°5 à 20°5 de latitude, c'est-à-dire au niveau de la moitié Nord de Madagascar (fig. 98), correspond au Courant Sud-Equatorial qui entraîne les eaux superficielles d'Est en Ouest à une vitesse de l'ordre de 25 à 30 km par jour.

Ce courant vient buter contre Madagascar à la latitude de Tamatave. Une branche se dirige vers le Sud et se subdivise à nouveau au niveau du Cap Sainte Marie, à l'extrême Sud de Madagascar : la plus grande partie s'intègre dans le circuit anti-cyclonique qui se boucle par un courant austral Ouest-Est, tandis qu'une petite partie des eaux contourne l'Ile et remonte le long de la côte occidentale de celle-ci. La plus grande partie du Courant Sud-Equatorial est détourné vers le Nord et atteint l'Afrique au niveau du Cap Delgado, à peine plus au Nord que les Comores. A ce niveau, le courant se scinde en une petite branche qui remonte sur une faible distance le long de la côte du Tanganika et du Kénya, et une branche principale qui descend vers le Sud, dans le canal de Mozambique, en suivant la côte africaine.

La saison froide n'apporte pas de modifications fondamentales au régime des courants dans la région du Sud-Ouest de l'Océan Indien. Cependant, le Courant Sud-Equatorial devient plus fort, ce qui entraîne une accélération du Courant Mozambique dirigé vers le Sud et une remontée du courant de Somalie qui, n'étant plus contrarié par la mousson asiatique, se prolonge jusqu'à l'entrée du golfe d'Aden. Le courant qui longe Madagascar en direction du Nord s'atténue.

2-5. *Techniques de traversée du Mozambique.*

Ponts continentaux et radeaux.

Si l'analyse des faunes malgaches montre que le peuplement de Madagascar s'est principalement effectué à partir de l'Afrique, en plusieurs invasions, le mode de traversée de la barrière que constitue le Canal de Mozambique représente ce que Cuenot (1932) estimait être « la plus difficile énigme de la zoologie géographique ».

Il est trop commode d'imaginer un rattachement périodique, en fonction des besoins, par une liaison terrestre de Madagascar à l'Afrique (Joleaud 1919, 1924 — Willis, 1932), au cours du Tertiaire.

Source : MNHN, Paris

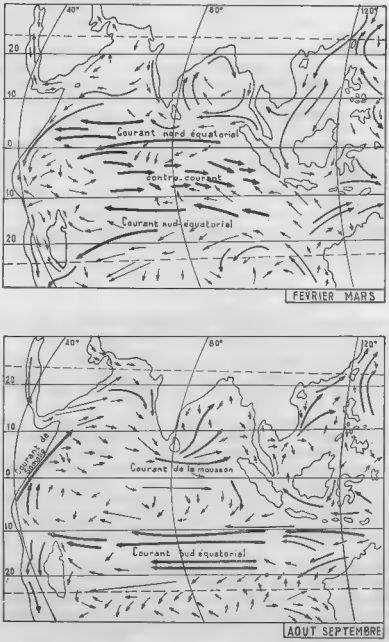


FIG. 98. — Océan Indien. Répartition des courants. (d'après GUILCHER, 1957).

La composition même de la faune, tant subfossile qu'actuelle, comme la constitution de l'Océan Indien occidental, rendent peu plausible cette hypothèse. Un tel pont continental devrait être un « filtre » au sens de SIMPSON (1940-1969). Suivant cet auteur, on distingue trois types de communications intercontinentales.

Un « corridor » est une voie le long de laquelle la plupart des animaux d'une région peut théoriquement s'étendre dans une autre. Entre l'Europe de l'Ouest et l'Asie orientale et la Chine, un tel corridor a longtemps existé, ce qui explique les grandes ressemblances de faune entre ces régions. Il n'y a cependant pas identité, car sur de telles distances des obstacles gênent les échanges faunistiques.

Un « filtre » est une voie qui permet la dissémination de certains animaux, à l'exclusion de cer-

Source : MNHN, Paris

tains autres. Cette semi-barrière peut être continentale (désert ou chaîne de montagne) ou constituer un pont terrestre entre deux continents, comme l'Amérique centrale actuellement : c'est la conception des isthmes de Willis (1932) dont l'abus a été extrême, et qui a mené à jeter une multitude de ponts transatlantiques suivant l'opportunité.

Mais la réalité d'un pont-filtre ne peut être acquise que si les échanges entre les deux territoires reliés sont réciproques. D'autre part, si le pont ne permet pas le passage de l'intégralité de la faune, il permet celui de la totalité des faunules favorisées par leur situation géographique ou leurs particularités biologiques : quand les herbivores passent, ils sont accompagnés des carnivores. Les ponts continentaux ne fonctionnent pas pour un genre.

Or, la faune malgache montre des caractéristiques extrêmement différentes d'une faune équilibrée résultant d'un filtrage. A côté d'une très grande diversité de genres (3/4 des Lémuriens, 2/3 des Caméléons...), on est frappé par la pauvreté des ordres et des familles représentés. Parmi les Mammifères, seuls quatre ordres existent actuellement à Madagascar : les Primates, par la superfamille des Lemuriformes, avec quatre familles endémiques (Lémuridés, Cheirogaleidés, Indridés et Daubentoniidés), les Insectivores par la tribu des Centétidés tous endémiques, les Rongeurs, par la tribu endémique des Nésomyinés rattachés aux Cricétidés, et les Carnivores, par plusieurs sous-familles également endémiques (Galidictinés, Euplérinés, Cryptoproctinés) rattachées aux Viverridés. Par contre, manquent totalement le grand groupe des Ongulés, les Simiens, et de nombreux ordres ou familles largement distribuées sur le pourtour de l'Océan Indien : Sciuromorphes, Hystricomorphes, Lagomorphes, et parmi les Carnivores, les grands Félidés, les Hyénidés, les Canidés, les Mustélidés...

Parmi les autres Vertébrés, les lacunes sont aussi importantes : parmi les Oiseaux, les Piciformes et les Trogoniformes, ainsi que de nombreuses autres familles, font complètement défaut à Madagascar. Il en est de même, parmi les Reptiles, pour les Lacertidés, les Ophidiens venimeux : parmi les Serpents, seulement trois familles, les Typhlopidés, les Boïdés et les Colubridés sont représentées. Les Batraciens sont réduits à trois familles d'Anoures. La faune piscicole d'eau douce est encore plus pauvre et la plupart des familles caractéristiques de la province éthiopienne ne se retrouvent pas dans les rivières et les lacs malgaches, en particulier les Lépidosirénidés, Polyptéridés, Characinidés, Cyprinidés...

Parmi les représentants subfossiles, la richesse de la faune se trouvait augmentée d'un Ongulé, l'Hippopotame nain et d'un Tubulidenté, le Plésioryctérope, tous maintenant disparus. Il est probable que le Potamochère africain et la Civette de l'Inde ont été importés par l'Homme, de même que les animaux domestiques.

Cette faune amputée correspond à ce qu'on peut attendre d'une voie de dissémination que Simpson a appelé de manière imagée une « course d'obstacles » (sweepstake road) dont l'un des exemples classiques est constitué par la colonisation successive, par un groupe de Charençons (Cryptorhynchinés), d'îles de plus en plus éloignées de l'Australie : Nouvelle Guinée, Fidjii, Samoa, Société, Marquises. Ce type de communication n'assure le passage que de quelques familles et le plus souvent dans un seul sens. Or, il ne semble pas que Madagascar ait constitué, depuis le début du Tertiaire, un centre de dispersion pour les animaux africains. Que la traversée du Mozambique soit une course d'obstacles élimine la possibilité d'un pont-filtre mais n'explique toujours pas le mécanisme de traversée du chenal de quatre cent kilomètres du Canal de Mozambique.

C'est probablement Matthew (1918, 1939) qui, le premier, émit l'idée, reprise et défendue par Simpson, que les faunes insulaires tronquées ont été transportées, non pas par pont continental, mais sur des radeaux naturels occasionnels. Très controversée, cette théorie, qui s'appuie sur l'observation de phénomènes actuels, a le mérite de permettre une interprétation cohérente de certaines distributions faunistiques, et celle de Madagascar en particulier.

Les radeaux naturels sont une réalité de nos jours et les grands fleuves comme l'Amazone, le Congo, le Gange, l'Orénoque... charrient d'énormes îles flottantes constituées d'arbres enchevêtrés ayant conservé une partie de leur faune. Ces microbiocoenoses sont ainsi transportées au sein des espaces océaniques à des distances qui peuvent atteindre cent cinquante kilomètres des côtes. D'autre part, l'arrivée de pierres ponces sur la côte Nord-Est de Madagascar (Camboue, 1885), environ six mois après l'explosion du Krakatoa (1883) situé dans les Iles de la Sonde, atteste l'efficacité du Courant Sud-Equatorial. Si les trop grandes distances ne permettent pas le transport de Vertébrés, ce courant

Source : MNHN, Paris

a certainement permis l'arrivée de graines et d'Invertébrés enkystés ou présentant des phases d'activité ralentie, ce qui explique les affinités de certains groupes malgaches avec les faunes extrême-orientales.

Cette technique de transport rend bien compte, du fait de son caractère hautement aléatoire, occasionnel et sporadique, de l'hétérogénéité des faunes ainsi constituées. Parmi tous les animaux susceptibles d'être transportés, c'est seulement le hasard qui assure la réussite de certains groupes ou genres, tandis que des formes à potentialités semblables échouent.

Certains types biologiques sont cependant privilégiés et la faune actuelle des Vertébrés malgaches en porte la marque : on y trouve essentiellement des formes arboricoles (Lémuriens, Viverridés sylvicoles) ou aquatiques (Hippopotame, Crocodile) qui, on le conçoit, partent favoris dans le sweepstake transocéanique.

Cependant, une traversée en radeau sans escale, sur un parcours direct minimal de cinq cents kilomètres en tenant compte de la dérive, n'est guère concevable. C'est là que peuvent intervenir comme relais, les îles du promontoire comorien et le franchissement du Mozambique se réduirait à une succession discontinue de traversées compatibles avec la survie de Mammifères terrestres.

Du côté africain, les fleuves au débit important ne manquent pas : le puissant Zambèze, à peine situé plus au Sud que le Cap Saint André, prolonge son cours continental par un courant marin qui entraîne au large, après les tornades, de véritables îles végétales ; plus au Nord, le rôle du Ruvuma, qui marque la frontière entre le Mozambique et le Tanganika, au débit plus modeste, ne doit cependant pas être sous-estimé, par suite de la proximité du haut-fond comorien, situé seulement à deux cents kilomètres au large.

Facteurs augmentant la probabilité de la réussite d'une migration.

Les facteurs introduisant une réduction des espaces marins à traverser, ou augmentant les courants Ouest-Est à travers le Mozambique favorisent les migrations de certains éléments faunistiques, en partie choisis au hasard, de l'Afrique de l'Est vers Madagascar.

Phases de régression.

A priori, les périodes géocratiques, caractérisées par un recul planétaire des limites marines, constituent des moments favorables. Le plateau continental, qui borde les terres émergées suivant une largeur variable, est considéré comme le témoin englouti de l'érosion liminaire des continents sous régime subcontinental. Il suffit d'un abaissement eustatique, même modeste, du niveau des mers pour amener l'émersion d'assez larges étendues de terres en bordure de continent et sous forme de chapelets d'îles : rappelons qu'au cours du Quaternaire, les océans auraient vu leur niveau général s'abaisser de cinquante à quatre vingts mètres par suite du stockage d'une partie de leurs eaux sous forme de glace. Les périodes favorables à la traversée par multiplication des îles-relais sont donc les périodes de régression ayant provoqué un abaissement suffisamment sensible du niveau marin.

L'histoire du Nord et du Nord-Ouest de Madagascar depuis le début de l'ère Tertiaire montre que cette période a été marquée par plusieurs phases de régression.

Le Secondaire se termine par une période de transgression marine qui se poursuit jusqu'à l'Eocène moyen dans le bassin de Majunga. Plus au Nord, vers Diégo-Suarez, la transgression n'a débuté qu'au Lutétien et la mer a déposé dans cette région, par-dessus des tufs volcaniques mis en place à l'air libre, des calcaires à Nummulites qui culminent à plus de quatre cents mètres et plongent doucement vers le Nord. La régression du Paléocène au Nord de Madagascar a été certainement peu importante puisqu'elle n'a pas été reconnue dans le bassin de Majunga, aussi les communications entre Madagascar et l'Afrique n'ont-elles pas été grandement facilitées.

Par contre, à la fin de l'Eocène et pendant une partie de l'Oligocène, on constate une émersion marquée par une érosion continentale intense qui a dégagé des *cuestas* dans les calcaires lutétiens, ce qui permet de supposer un important abaissement relatif du niveau de la mer. Dans ce mouvement, il est malaisé de faire la part respective de l'eustatisme et des mouvements épeirogéniques qui ont pu amener un relèvement absolu du continent. Il semble cependant que cette phase continentale, qui se retrouve sur tout le pourtour de Madagascar, de l'Eocène supérieur à la fin de l'Oligocène inférieur,

Source : MNHN, Paris

corresponde à une période de régression importante propre à permettre l'émersion de hauts fonds sur la presqu'île comorienne, donc favorable à une traversée du canal de Mozambique par la faune de cette époque : c'est à ce moment que les Lémuriens, le Plésiorycterope, le Cryptoprocte et l'Aepyornis ont pu émigrer d'Afrique.

La mer, dont le niveau remonte dès le Stampien, dépose dans le Nord et le Nord-Ouest des calcaires à Lépidocyclines du Miocène moyen.

Le Miocène supérieur et le Pliocène voient un nouveau recul des eaux et le dépôt d'épaisses formations continentales au voisinage de Majunga témoigne d'une importante régression. Cependant dans le Nord, au Pliocène, la répartition de la mer ne semble pas très différente de l'actuelle.

Durant le Quaternaire, Madagascar a son sort lié aux fluctuations des calottes glaciaires : quatre transgressions marines ont laissé des terrasses et divers témoins : la deuxième avancée a déposé des bancs d'Huîtres situés actuellement à soixante kilomètres dans les terres. Entre temps, la mer se retire et ces régressions se traduisent par des phases d'érosion : en particulier, durant la deuxième régression, immédiatement postérieure au dépôt des Huîtres, la Betsiboka s'est remise à creuser, s'enfonçant jusqu'à la côte moins quatre-vingts mètres. Si des mouvements épeirogéniques ont pu accentuer le phénomène, il ne fait pas de doute que l'essentiel du creusement soit dû à un abaissement du niveau de la mer, régression à l'échelle planétaire, liée à une phase de glaciation. C'est vraisemblablement à cette période que les Hippopotames et les Crocodiles ont colonisé la Grande Ile.

Ainsi, malgré l'imprécision de nos connaissances concernant l'histoire géologique de Madagascar, il semble bien que deux périodes de régression importante, à la fin de l'Eocène — début de l'Oligocène et au cours du Quaternaire, et peut-être une troisième à la fin du Miocène, ont permis aux formes à mode de vie arboricole ou aquatique de traverser fortuitement le canal de Mozambique, d'îles en îles, sur des radeaux constitués par des accumulations d'arbres enchevêtrés, charriés par les grands fleuves africains faisant face au Nord de Madagascar et aux Comores.

Modification du régime climatique.

Les courants marins, dans l'hypothèse retenue, jouent un très grand rôle. Actuellement, par exemple, les conditions pour une traversée passive sont défavorables et celles-ci seulement possibles à la navigation à voile. En effet, durant l'été austral, la mousson africaine permet à des pirogues gréées d'atteindre la côte Nord-Ouest de Madagascar. Par contre, les radeaux passifs sont entraînés par un fort courant vers le Sud, le long de la côte africaine. Si une dérive se produit vers le centre du canal de Mozambique, la progression vers l'Est est stoppée dans la zone troublée à tourbillons et remous qui sépare les deux courants de sens opposés qui parcourent les zones côtières du canal. Pendant l'hiver austral, les vents sont défavorables, mais les courants le seraient moins par suite de la moindre importance du courant côtier malgache qui remonte vers le Nord. Par contre, c'est la saison sèche, et le débit des fleuves africains n'est plus suffisant pour véhiculer de grandes îles flottantes et pour les rejeter au large, loin d'autant plus que le courant Sud du Mozambique est fort.

Pour assurer le maximum de chances de réussite, il faut donc que se trouvent combinées des conditions pluviométriques et d'orientations favorables des courants marins.

Les périodes de fortes pluviosités et de cyclones, par leur action destructive sur la végétation et l'augmentation du débit des fleuves sont favorables aux traversées. Ces conditions semblent avoir été réalisées au Quaternaire pendant les périodes pluviales synchronisées avec les phases glaciaires de l'hémisphère Nord.

Quant aux courants, ils sont sous la dépendance des vents. Or ceux-ci sont étroitement liés au régime thermique par l'alternance des vents de mousson de sens contraires qui dépendent des pressions situées au-dessus des continents, faibles en saison chaude et hautes en saison froide. Un abaissement général de température atténue considérablement l'effet de mousson et le régime des alizés devient prépondérant. Le Courant Sud-Equatorial, jamais contrarié, devient plus fort et lors de sa réflexion sur l'Afrique, il pourrait éventuellement se rapprocher davantage de la côte Nord-Ouest de Madagascar. Le régime des vents actuels n'est pas encore entièrement expliqué, en particulier les moussons, et il est probable qu'il a changé au cours du Tertiaire et il n'est pas du tout invraisemblable d'imaginer qu'il ait pu donner naissance à des courants saisonniers Nord-Ouest — Sud-Est dirigés du Mozambique vers la région des Comores.

Source : MNHN, Paris

Variation de la largeur du canal de Mozambique.

Actuellement, Madagascar est séparé de l'Afrique par le détroit de Mozambique, de plusieurs centaines de kilomètres de largeur. Cependant, la situation de Madagascar dans l'Océan Indien a pu se modifier durant les soixante millions d'années qui nous séparent du début du Tertiaire.

L'Expédition Internationale de l'Océan Indien (I.I.O.E.), qui s'est déroulée de 1959 à1965, a mobilisé plus de deux douzaines de navires océanographiques qui se sont consacrés à l'exploration du plus inconnu des océans.

Durant l'Année Internationale de l'Océan Indien, cet océan a fait l'objet de nombreuses études bathymétriques, gravimétriques et magnétiques. Ces études ont confirmé les visions prophétiques de WEGENER (1937) et ont montré que l'Océan Indien est une aire en expansion qui provient de la dislocation d'un bloc continental initial.

Les études paléomagnétiques des laves bordant les rides médio-océaniques ont permis, à partir de la connaissance de la chronologie des inversions polaires du magnétisme terrestre, de suivre l'expansion du continent (LE PICHON et HEIRTZLER, 1968) (fig. 99). Des études menées parallèlement sur les laves des continents ont permis, par comparaison des positions successives du pôle magnétique pour chacun des divers blocs continentaux entourant l'Océan Indien, de déterminer la chronologie des dérives continentales.

La fragmentation du Gondwana a commencé au Jurassique supérieur (170 MA) près de l'Erythée et la cassure s'est propagée autour de l'Afrique, vers le Sud puis vers l'Ouest jusqu'à l'Atlantique qui a été atteint, si on en croit la première grande transgression marine, à l'Aptien (110 à 120 MA). A l'Albien (100 MA), la cassure entre l'Afrique au Nord-Ouest et l'Inde, l'Australie et l'Antarctique au Sud-Est, est complète. Durant cette scission, l'Afrique a peu bougé. L'Inde s'est séparée de l'Antarctique par suite d'une rotation autour d'un pôle à 2° N et 26° E et la cicatrice correspond à la zone d'anomalie magnétique de la fosse de Java. Le déplacement de la bordure occidentale de l'Inde, au cours de cette rotation, est jalonné par la crête Sud-Ouest de la crête médio-océanique, le plateau des Maldives et des Chagos et la fosse des Chagos (fig. 99).

Au début de l'Eocène, c'est l'Australie qui se sépare de l'Antarctique tandis que la Mer Rouge et le Golfe d'Aden s'ouvrent et que la première phase orogénique se développe dans l'Himalaya, ces derniers mouvements correspondant à une rotation du sous-continent indien autour d'un point de coordonnées 26° Nord et 25° Ouest. Cette rotation se poursuit régulièrement jusqu'à la limite oligo-miocène. La presque totalité du Miocène correspond à une période d'immobilisme dans la dérive continentale, contemporaine du paroxysme orogénique himalayen et marquée par une augmentation de l'épaisseur de la sédimentation océanique. A la fin du Miocène, la dérive reprend, vers le Nord pour l'Inde, vers le Sud pour l'Antarctique.

Ces indications relatives à l'Océan Indien occidental ont le mérite de mettre en évidence d'importants mouvements relatifs des masses continentales, la vitesse, de l'ordre de 3 à 6 cm par an, étant d'autant plus faible qu'on se rapproche du Golfe d'Aden.

A Madagascar, les études paléomagnétiques (ANDRIAMIRADO, 1971) ont également démontré l'existence d'importants déplacements en latitude depuis le Crétacé. Entre 90 et 70 millions d'années, Madagascar aurait dérivé vers le Sud d'environ 5° de latitude. Simultanément, le grand axe de l'île aurait subi une déviation sénestrogyre d'environ 15°. Puis au Tertiaire, la dérive aurait rapproché Madagascar de l'équateur, jusqu'à sa position actuelle, ce qui représente un déplacement de plus de 20° de latitude, à une vitesse moyenne de 3 cm par an, qui correspond à l'ordre de grandeur du taux d'expansion des fonds océaniques.

Par rapport à l'Afrique, (fig. 100) les dérives sont très mal connues par suite de résultats comparables insuffisants entre les deux masses continentales. Il semble cependant que les pôles africains soient restés stables jusqu'à il y a 70 millions d'années (Crétacé supérieur), puis l'Afrique aurait commencé une dérive vers le Nord jusqu'à sa position actuelle. Par rapport au continent africain, Madagascar aurait subi une importante dérive vers le Nord pendant le Tertiaire, tandis que le mouvement par rapport à l'Inde serait inverse et beaucoup plus important, Madagascar et l'Inde se trouvant aux mêmes latitudes au début du Crétacé supérieur.

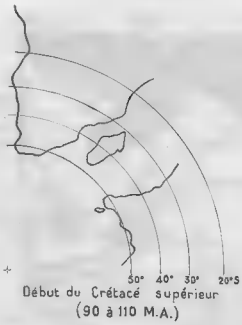
Source : MNHN, Paris

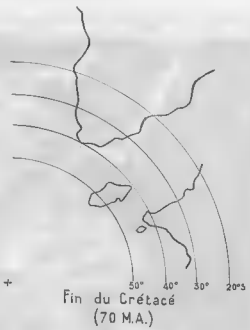
FIG. 99. — Océan Indien : Expansion du fond océanique.

— 5 — isobathe 5 km — — 5 — — ligne d'anomalie magnétique n° 5 (9 MA) — — 13 — — ou n° 13 (38 MA)
— ↔ — axe de ride médio-océanique, ZF : zone de fracture, D : dorsale, B : bassin, F : fossé
prélèvements : ▲ Pliocène ● Miocène + Oligocène ■ Eocène △ Paléocène ◆ Crétacé

(d'après LE PICHON et HEIRTZELER, 1968)

Source : MNHN, Paris





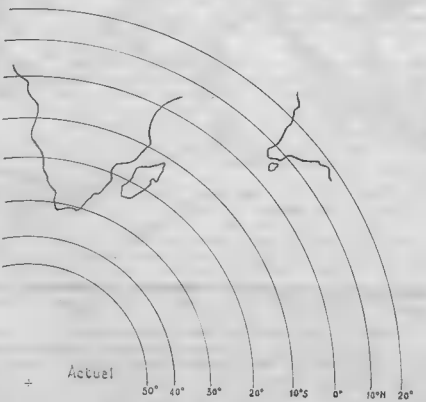


Fig. 100. — Océan Indien. Positions relatives en latitude de Madagascar par rapport à l'Afrique et l'Inde depuis le Crétacé Supérieur d'après les données du Paléomagnétisme (ANDRIAMIRADO 1971) (Les longitudes sont arbitraires).

Source : MNHN, Paris

Ces résultats ne sont malheureusement pas d'un grand secours pour les études paléobiogéographiques, sinon qu'ils confirment, dans le cas particulier de Madagascar, une mobilité de la croûte continentale sialique. En effet, la méthode paléomagnétique ne donne aucune indication sur la mobilité suivant la longitude de Madagascar par rapport à l'Afrique, mobilité qui conditionne la largeur du Canal de Mozambique. Il n'en est pas moins vraisemblable qu'au cours de son trajet Nord-Sud, marqué par un rebroussement au Crétacé, Madagascar a pu se trouver plus rapproché de l'Afrique que de nos jours.

Toutes ces considérations paléoclimatiques et paléogéographiques, sans démontrer la réalité d'un peuplement de Madagascar par des radeaux, laissent supposer que, au cours du Tertiaire, les conditions externes ont pu se conjuguer pour augmenter la probabilité d'un tel mode de transport.

Conclusion

1. — LES MÉTHODES

Deux méthodes mathématiques ont été utilisées, sur ordinateur, pour apprécier les ressemblances entre les crânes de Lémuriens, l'analyse factorielle des correspondances et la classification automatique par la variance. Quelques résultats d'une méthode anato-physiologique d'orientation crânienne, l'orientation vestibulaire, ont été donnés à propos des crânes aberrants de certains subfossiles. Enfin, l'analyse phylogénétique a fait appel aux résultats des études morphologiques, anatomiques et biologiques qui ont été interprétés du point de vue évolutif.

1. — Analyse factorielle des correspondances.

Cette méthode (II-D) revient à projeter simultanément l'espace des variables à jmax dimensions et l'espace des imax observations dans un espace factoriel accessible à l'observation, à deux ou trois dimensions, avec une déformation minimale. La proximité relative des points-variables et des points-observations permet d'interpréter la distribution de chacun des points des deux ensembles.

Les analyses ont porté successivement sur plusieurs groupes de variables (variables orbitaires, du neurocrâne, de l'ensemble du crâne à 33 ou 34 variables), et sur des groupes naturels de plus en plus élevés dans la hiérarchie taxonomique et regroupés progressivement (1 : Lorisinés, 2 : Galaginés, 3 : LORISIFORMES ; 4 : Lémurs, 5 : Lémuridés s.l., 6 : Indridés et formes subfossiles et fossiles, 7 : LÉMURIFORMES ; 8 : Lémuriens). Les regroupements successifs ont permis de suivre l'intégration des formes étudiées isolément dans un plus vaste ensemble.

Cette méthode s'est révélée extrêmement efficace pour la discrimination des genres qui, dans la très grande majorité des cas, constituent des nuages tridimensionnels isolés. Par contre, au niveau de l'espèce, la distinction est rarement réalisée. Il est vrai que beaucoup d'entr'elles sont sujettes à caution, comme chez les *Lemur* par exemple. Par contre, certains genres sont démembrés et très souvent, il subsiste un doute quant à l'homogénéité de celui-ci, comme pour *Microcebus* et *Hapalemur*. La détermination d'une espèce inconnue est généralement impossible, à partir des grandeurs que nous avons choisies, mais celle du genre est le plus souvent réalisable.

L'intérêt principal de cette méthode nous semble résider dans le fait que les proximités entre les barycentres des divers genres, toujours bien différenciés, sont le résultat d'une analyse automatique et par conséquent non subjective, basée sur des mensurations qui doivent être suffisamment nombreuses pour éviter d'introduire des facteurs liés au coefficient personnel du chercheur. Les rapprochements comme les éloignements exprimés sont objectifs et soulignent, suivant les cas, l'homogénéité ou au contraire les disparités régnant dans les groupes naturels.

Le choix des variables est extrêmement important pour la distribution des diverses formes. Nous nous sommes attachés à caractériser le volume crânien par le choix de 33 variables. L'ensemble

Source : MNHN, Paris

paraît suffisamment équilibré pour permettre la discrimination des différentes formes et mettre en évidence les relations morphologiques qui existent entre celles-ci.

Les variables orbitaires sont toujours largement prédominantes et l'axe orbitaire factoriel « grandes-orbites — orbites-écartées » est toujours voisin du premier axe factoriel, avec des points-variables très excentrés. Quand on associe les variables orbitaires aux autres, le premier axe factoriel de l'analyse neurocrânienne vient toujours se superposer à l'axe I de l'analyse orbitaire mais avec un décalage tel que les points-variables neurocrâniens soient situés en opposition avec les points-variables faciaux. Parmi les variables neurocrâniennes, ce sont surtout les variables liées à la constriction post-orbitaire, l'extension sagittale des pariétaux et la hauteur de l'écaille occipitale qui constituent les éléments directeurs de la distribution, les autres montrant une grande stabilité relative par rapport aux précédentes, aux variables orbitaires et celles mesurant la longueur du massif facial.

Le premier plan factoriel de l'analyse globale des Lémuriens (159 Lémuriens — 33 variables) sépare les principaux groupes naturels suivant l'axe I, les divers genres de ces familles et sous-familles se répartissant suivant des directions parallèles à cet axe, en fonction des deux gradients combinés, l'orbitaire et le neuro-facial, qui lui sont associés. L'axe II est lié à un gradient bipolaire qui oppose les formes à neurocrâne aplati et élargi au niveau de leur base aux formes à faible constriction post-orbitaire et orbites écartées. De la combinaison de ces deux axes factoriels orthogonaux, résulte la stratification suivante :

— *Adapis*
— Palaeopropithécinés — Archaeolémuridés ;
— *Mesopropithecus* — Cheirogaléidés — LORISIFORMES ;
— *Megaladapis* — Lémuridés s.s., en position moyenne ;
— Indrinés ;
— *Daubentonia*.

On retrouve pour l'axe III le gradient orbitaire déjà influent au niveau de l'axe I, et dans le plan factoriel II (159 Lémuriens — 33 variables), l'étalement des groupes se fait parallèlement à l'axe orbitaire, disposé obliquement par rapport à l'axe I. D'autre part, suivant l'axe III, la distribution des points-observations se fait essentiellement par rapport aux deux points-variables liés à la position du lambda, OLB (hauteur de l'écaille occipitale) et BRL (longueur sagittale des pariétaux).

Les Cheirogaléidés et Galaginés restent très groupés, avec, au même niveau, les *Megaladapis*, tandis que les Lorisinés se distribuent sur toute la longueur de l'axe III. Les Lémuridés conservent une position moyenne, mais les Lépilémurs, très dispersés, se rattachent aux Chirogales, tandis que *Hapalemur simus* se rapproche davantage du pôle occipital.

Les Indrinés, dans l'ordre *Avahi — Indri* — Palaeopropithécinés, *Propithecus*, puis *Daubentonia* et enfin les Archaeolémuridés jalonnent le dernier demi-axe III situé du côté opposé aux Cheirogaléinés-Galaginés, en direction de OLB.

Cette méthode, parmi les plus puissantes par sa capacité d'extraction de l'information, reste une méthode morphologique qui ne donne pas directement des résultats phylogénétiques. Ce n'est que par l'interprétation des divers caractères à signification évolutive que peuvent être établies les filiations. Le report des arbres phylétiques sur les diagrammes d'analyse factorielle, (fig. 90) en soulignant les filiations, met en évidence les parallélismes évolutifs et les convergences au niveau du crâne (cérébralisation du neurocrâne, allongement du massif facial chez les grandes formes, agrandissement des orbites chez les petites formes...).

Il nous semble que cette méthode est un très précieux outil dans les analyses de données numériques nombreuses. La Paléontologie n'est certainement pas son domaine d'élection car elle implique la réunion préalable de nombreuses mensurations, sans données manquantes pour chacune des variables. C'est malheureusement rarement le cas pour des fichiers paléontologiques par suite de la rareté du matériel et de son état de conservation souvent imparfait. Cette étude n'a été possible que grâce aux magnifiques récoltes réalisées à Madagascar sur une faune subfossile récente très bien conservée. D'autre part, les Lémuriens, à la fois par leur homogénéité et par leur diversité surtout exprimée par des formes maintenant disparues, constituent un ensemble extrêmement favorable à une étude des méthodes modernes d'analyses de données.

Source : MNHN, Paris

L'Anatomie Comparée et surtout l'Anthropologie constituent des domaines où cette technique sera la plus utile. Une analyse sur des squelettes du Moyen Age (Ambroise et Mahé, 1975) a montré que c'est la méthode la plus discriminante pour la détermination du sexe.

Pour nous en tenir ensuite au domaine de la géologie, les premières études effectuées en sédimentologie (Cazes, 1969), et en hydrogéologie (Ramadan et Hamouda, 1969) ont montré tout l'intérêt de la méthode. Nous l'avons nous-mêmes expérimentée en pétrographie, à partir des analyses chimiques des roches éruptives du Nord de Madagascar (Karche et Mahé, 1975), avec des résultats sur la différenciation des magmas qui laissent pressentir un grand avenir pour la méthode dans l'étude des roches. Nous avons également mis en évidence ses avantages en pédologie (Sourdat et Mahé, 1975).

2. — Classification automatique.

Cette méthode est basée sur le calcul des distances des points-observations dans l'espace des variables. Les observations sont successivement regroupées en fonction de la distance choisie et les résultats apparaissent sous forme d'un dendrogramme : les observations sont rangées suivant l'axe des abscisses et les nœuds des agrégations successives ont leurs ordonnées liées à la distance des deux groupes réunis. Parmi les distances essayées, la variance, l'ultramétrique inférieure, l'ultramétrique supérieure et la moyenne, seule la première a été exploitée car elle est la seule à aboutir à une bonne discrimination des genres. Cependant, même cette technique, dans les cas complexes (175 Lémuriens — 33 variables), introduit des anomalies, d'interprétation parfois malaisée. En effet, les résultats apparaissent sous une forme condensée où toute indication du processus d'agrégation a disparu. Méthode extrêmement élaborée, qui consomme une quantité considérable de « mémoire » d'ordinateur, elle concrétise ses résultats dans un espace bidimensionnel dont toutes les possibilités ne sont pas exploitées : l'ordre de classement des observations sur l'axe des abscisses est en partie aléatoire et peut être beaucoup modifié sans que la hiérarchie de la classification en souffre. Étudiés isolément, ces dendrogrammes sont très difficilement exploitables dans les cas complexes. La comparaison avec les résultats de l'analyse factorielle des correspondances permet généralement de suivre le processus des agrégations successives à partir des centres initiaux de regroupements.

La variation intragénérique pour les variables étudiées étant souvent grande, la méthode ne permet pas la détermination d'une forme inconnue.

Il semble que dans le domaine de la Paléontologie et de l'Anatomie Comparée, cette méthode, trop synthétique, qui ne laisse pas des moyens suffisants d'interprétation des résultats, ne soit pas appelée à remplacer les classifications zoologiques basées sur l'étude des caractères évolutifs. Ce n'est éventuellement que par la sélection de certaines mensurations à caractère évolutif que cette méthode pourrait servir à matérialiser la phylogénie des divers groupes zoologiques. Ce qui revient à dire que les résultats deviennent directement dépendants du choix des données introduites, donc de l'interprétation préalable que l'on fait du groupe étudié. On en revient donc aux principes de hiérarchisation des caractères, base de toute classification, y compris les classifications phylogénétiques.

3. — Orientation vestibulaire.

Cette technique de comparaison des crânes que nous n'avons que très partiellement exploitée dans ce travail sur les Lémuriens, fera ultérieurement l'objet d'une étude plus complète. Il nous semble en effet que cette méthode soit la seule qui permette une comparaison rationnelle des crânes. La morphologie et l'anatomie de ceux-ci sont en effet essentiellement sous la dépendance de facteurs mécaniques externes et internes, et d'influences génétiques. Or les premiers sont surtout influencés par la mastication, le mode de suspension de la tête et le développement de l'encéphale. Tous ces facteurs, qui évoluent phylogénétiquement et entraînent des modifications considérables dans la forme du crâne, laissent intacts les canaux semi-circulaires externes, chargés de la régulation de la posture de la tête dans le plan vertical : leur partie antérieure au moins reste horizontale au cours de toutes les transformations crâniennes. La méthode, maintenant basée sur des techniques radiographiques faciles à mettre en

Source : MNHN, Paris

œuvre, nous semble devoir apporter des renseignements intéressants sur l'évolution du crâne des Mammifères et l'hominisation de celui-ci.

Chez les Mammifères inférieurs, l'évolution du plancher du neurocrâne est en général marquée par la rotation, en *norma lateralis*, dans le sens des aiguilles d'une montre, du plancher neurocrânien plat (*planum-clivus* — basioccipital alignés) autour d'un axe vestibulaire et qui amène, chez certaines formes, ce plancher parallèlement à l'horizontale vestibulaire. Le massif facial, basé sur l'arcade alvéolaire, reste, au cours de son évolution, pratiquement fixe et fait, avec l'horizontale vestibulaire, un angle vestibulo-palatin de l'ordre de 30°. Chez la plupart des Lémuriens actuels, l'angle vestibulo-basicrânien est très faible mais l'angle vestibulo-palatin est très supérieur à la valeur classique et atteint jusqu'à 45° chez *Nycticebus*.

L'étude des Primates supérieurs montre que chez eux, le basculement de la base du crâne est accompagné d'une brisure de celle-ci : les deux parties du corps du sphénoïde, le *planum* en avant et le *clivus* en arrière, s'infléchissent par suite de la rotation vers le bas de l'ensemble *clivus* — basioccipital : la poussée du cerveau en expansion a entraîné l'élargissement de la boîte crânienne vers l'arrière. Il semble que chez les Lémuriens, chez qui le processus d'accroissement encéphalique a largement commencé, l'expansion de la cavité céphalique se réalise surtout vers l'avant, en entraînant le basculement du massif facial vers le bas. Chez *Palaeopropithecus* et *Megaladapis*, la poussée encéphalique est faible : chez le premier, le plan palatin ■ conservé son orientation classique tandis que le plancher neurocrânien reste incliné par rapport au plan vestibulaire, ce qui donne un plan palato-basicrânien très ouvert, voisin de 180° ; chez les seconds, l'arcade dentaire est projetée en avant par étirement de la zone de constriction post-orbitaire et relevée, ce qui entraîne le renversement de l'angle palato-basicrânien dont la valeur dépasse alors 180°. Dans les deux cas, il se produit une élongation du massif facial, d'autant plus marquée que les animaux sont de grande taille, avec formation d'importants sinus frontaux. De tels mécanismes d'allongement et de redressement du massif facial sont connus parmi les Ruminants (Camélidés) et les Simiens (Orang, Alouate...).

II. — PHYLOGÉNIE DES LÉMURIENS

Parmi les *Prosimii*, nous avons écarté les TARSIIFORMES et notre étude s'est limitée aux « Lémuriens » groupant les LÉMURIFORMES et les LORISIFORMES dont nous avons exclu les Tupaïidés, par suite de la rareté du matériel dont nous avons pu disposer. Ce sont essentiellement les formes actuelles et subfossiles qui ont fait l'objet des analyses multivariables mais la position des formes fossiles ■ été interprétée sur le plan phylogénétique.

L'interprétation des proximités mises en évidence par les diagrammes d'analyse factorielle nous ont conduit à tenter une synthèse, dans une perspective évolutive, de l'histoire des Lémuriens, en nous appuyant en particulier sur les résultats obtenus par l'application à ce groupe de nouvelles méthodes d'études.

a) — *PRINCIPALES TENDANCES ÉVOLUTIVES DES LÉMURIENS*

1. — Morphologie externe.

Les vibrisses.

La garniture complète en vibrisses, héritée des Mammifères primitifs, ne se rencontre guère que chez les Cheirogaléidés, chez qui, aux touffes de poils sensoriels céphaliques (sus-orbitaires, géniennes, labiales supérieures, mentonnières et sous-mandibulaires) s'ajoutent des formations carpiennes. Ces dernières ne se rencontrent, chez les autres Lémuriens, que chez les Lémurinés. Les vibrisses faciales montrent une nette tendance à la réduction : chez les Lémurinés et *Daubentonia*, toutes sont présentes à l'exception des sous-mandibulaires ; chez les Indrinés, les mentonnières disparaissent également et les

Source : MNHN, Paris

autres groupes ne sont représentés que par quelques longs poils fins ; chez les LORISIFORMES, il ne subsiste plus que les labiales supérieures réduites et quelques courtes vibrisses géniennes chez certains *Galago*.

Oreille externe.

Dans la plupart des cas, le pavillon est simple et les reliefs du *tragus* et de l'*antitragus* restent faibles. Chez les Indriinés et les Lorisinés, les oreilles externes sont petites et dépassent à peine le niveau de la fourrure, tandis que chez *Daubentonia*, elles sont très grêles mais peu mobiles. Par contre, chez *Galago* et *Microcebus*, le pavillon s'allonge et des dépressions transversales lui permettent de se replier sous l'action de muscles spécialisés, tandis que l'*antihelix* constitue un clapet qui ferme le conduit auditif.

Organes génitaux externes.

Le pénis, terminé par un gland muni d'écailles cornées, est soutenu par un *baculum* dont la morphologie est variable : distalement bifide chez les Cheirogaléidés et les Indriinés, il est simple dans les autres groupes. Le méat urétal est vertical chez les Indriinés et les LORISIFORMES et situé chez ces derniers sous l'extrémité arrondie proéminente du *baculum* ; l'orifice est transversal chez les Lémuridés et les Cheirogaléidés, mais chez ces derniers, fait unique chez les Lémuriens, l'urètre traverse la fourche du *baculum* et s'ouvre dorsalement par rapport à celui-ci.

Au niveau des organes génitaux femelles externes, deux dispositions sont représentées pour le niveau de l'ouverture du méat urinaire : chez les Cheirogaléidés, *Lemur catta* et les LORISIFORMES, le canal urétral se prolonge dans le clitoris qui ressemble à un pénis, et s'ouvre à son extrémité ; chez la plupart des Lémuridés, les Indriinés et *Daubentonia*, le méat urinaire est situé à la base du clitoris.

Mamelles.

Comme chez les Mammifères inférieurs, et en relation avec le nombre de jeunes par portée, le nombre de mamelles est relativement grand chez les Lémuriens primitifs : 3 paires chez les Cheirogaléidés et *Varecia*, 2 à 3 paires chez les Galaginés et 2 paires chez les Lorisinés. Lorsqu'elles sont au nombre de trois paires, pectorale, abdominale, la dernière, la plus développée, est inguinale. Chez *Daubentonia* et *Hapalemur*, l'unique paire est inguinale tandis que chez tous les autres, *Lemur* s.l., *Lepilemur* et les Indriinés, elle est pectorale.

Glandes de marquage.

La plupart des Lémuriens présentent des glandes de marquage dont la structure histologique est peu variée, contrairement à leur répartition sur le corps ; en effet, à côté de glandes sudoripares dispersées, on trouve souvent des concentrations glandulaires chez les représentants des deux sexes ou seulement chez les mâles. Ces glandes sont constituées en proportions variées de lobules sébacés superficiels distincts d'une couche de glandes sudoripares profondes.

Les Cheirogaléidés, *Lepilemur*, *Indri* et les *Galago* sont dépourvus de telles formations. On trouve par contre :

— des glandes anales et périanales chez la plupart des *Lemur*, à l'exception de *L. catta* et *Varecia* (elles sont très développées chez *L. mongoz* et *rubriventer*), les Indriinés à l'exception d'*Indri*, les Lorisinés, sauf *Nycticebus* et *Perodicticus* ;

— des glandes clitoridiennes et scrotales : les premières sont très fréquentes tandis que les secondes n'existent, morphologiquement différenciées, que chez *Perodicticus* et *Arctocebus*. Chez ce dernier, des formations pseudoscrotales portent des formations analogues chez les femelles ;

— des glandes brachiales chez le mâle et des glandes antébrachiales chez les deux sexes, identiques chez *Lemur catta* et *Hapalemur griseus*, éléments qui soulignent leur proche parentée. *Nycticebus* et *Loris* sont également pourvus de formations glandulaires situées sur la face interne du bras ;

Source : MNHN, Paris

— des glandes situées au niveau du cou, chez *Propithecus* où elles sont impaires et chez *Varecia* où elles ne sont présentes que chez le mâle, après la puberté. Chez *Lichanotus*, où elles sont situées à l'angle maxillaire et chez *Phaner*, elles sont présentes chez les deux sexes.

Ces formations spécialisées, très variées, ont l'intérêt de souligner certains rapprochements (*Loris* — *Nycticebus* ; *Lemur catta* — *Hapalemur*) ou de mettre en évidence les singularités de certains genres (*Varecia* parmi les Lémurinés, *Phaner* parmi les Cheirogaléidés).

2. — Squelette céphalique.

Allègement des structures.

Les formes fossiles du début du Tertiaire et la plupart des formes subfossiles montrent l'existence de fortes crêtes temporales réunies en une haute crête sagittale ; celle-ci se raccorde en arrière à des crêtes lambdoïdales qui surplombent la face occipitale, elle-même munie d'une haute crête médiane. Les arcades zygomatiques, très hautes et fortement convexes, ménagent une large fosse temporale occupée par de puissants muscles masticateurs. Le paroxysme de cette tendance est représenté chez *Megaladapis*, chez qui des hyperostéoses épaississent considérablement la paroi neurocrânienne et permettent le développement de crêtes sagittales et lambdoïdales très élevées. Au contraire, les formes modernes, et déjà certaines formes anciennes (*Pronycticebus*) sont beaucoup plus légèrement construites, avec des crêtes à peine dessinées et des arcades minces.

Sphérisation du neurocrâne.

Chez la plupart des formes fossiles (*Adapis*, *Notharctus*, *Megaladapis*, *Palaeopropithecus*) le neurocrâne est bas et élargi à la base, de contour piriforme par suite de la très forte constriction post-orbitaire. On retrouve une forme voisine chez les Cheirogaléidés, *Lepilemur*, et les *Galago*. Les Lémurinés et les Lorisinés primitifs, avec leur constriction moins marquée et le bombement des pariétaux, manifestent des tendances qui trouvent, parmi les Lémuriens, leur achèvement chez les Indridés et certains Lorisinés : chez eux, la largeur la plus grande se situe au niveau des pariétaux et non au niveau de la base du crâne, tandis que la hauteur du neurocrâne augmente relativement par rapport à la longueur de celui-ci. Ces tendances se retrouvent dès le début du Tertiaire où *Pronycticebus*, par ses proportions crâniennes, rappelle les Lorisinés. La capacité cérébrale atteint en valeur absolue un très grand développement chez les *Archaeolemur* subfossiles, au neurocrâne presque sphérique, mais séparé du massif facial par une très forte constriction post-orbitaire.

Basculement de l'écaille occipitale et du foramen magnum.

Les formes anciennes ont conservé, comme chez les Insectivores, un crâne situé dans le prolongement de la colonne vertébrale : le plan du *foramen magnum* est perpendiculaire au grand axe du crâne et l'angle que fait l'écaille occipitale avec le plancher neurocrânien est légèrement aigu, tandis que le néo-occipital d'origine dermique, n'est souvent représenté que par une petite pointe médiane. Droit chez les formes primitives (Cheirogaléidés, Galaginés), l'angle basi-occipital s'ouvre légèrement chez les formes plus évoluées (Archaeolémuridés). Ce basculement de l'occipital vers l'arrière, à peine ébauché chez les Lémuriens, s'accompagne du développement du néo-occipital qui fait avancer le lambda et réduit l'extension de la suture interpariétale. Parallèlement, le plan du *foramen magnum* bascule vers l'arrière et le bas, introduisant une angulation entre l'axe du crâne et celui de la colonne vertébrale, angle qui s'agrandira chez les Singes pour atteindre sa valeur maximale chez l'Homme pour qui la grande extension du lobe occipital entraîne la plus forte rotation de l'écaille.

Le temporal.

La structure du temporal, par la constance de sa forme, assure l'homogénéité du groupe des Lémuriens mais, d'autre part, représente un facteur essentiel pour la distinction des deux super-familles,

Source : MNHN, Paris

surtout par sa région pétro-tympanique qui constitue l'oreille osseuse moyenne. Chez la plupart des Lémuriens, se trouve conservée une structure qui n'existe qu'à l'état d'ébauche, à un stade embryologique précoce, chez les Primates supérieurs. Typiquement, le tympanal est un anneau osseux, fixé dorsalement par ses bras, l'antérieur et le postérieur, à la portion horizontale du squamosal et libre sur la plus grande partie de son contour, dans une vaste bulle tympanique constituée par l'ossification de l'os pétreux au niveau de la cavité tympanique.

La bulle tympanique, qui constitue la paroi externe du *recessus* hypotympanique en communication avec la caisse du tympan où sont logés les osselets, est imparfaitement subdivisée en trois diverticules par deux cloisons incomplètes perpendiculaires. La caisse du tympan est en outre en relation avec un sinus épitympanique qui communique avec les cellules mastoïdiennes peu développées. Les vaisseaux sanguins, par leurs tunnels et orifices, présentent une disposition caractéristique : la carotide interne, après diverses ramifications dont l'artère occipitale, pénètre dans le temporal par un petit orifice, le trou carotidien, situé dans l'angle postéro-externe de la bulle : elle emprunte un tunnel osseux creusé dans la cloison longitudinale de la bulle et se subdivise, au niveau du promontoire, en une petite artère stapédienne qui pénètre directement dans la cavité encéphalique en traversant le plancher de celle-ci, et en une entocarotide qui suit le plafond du canal tubaire et pénètre dans l'endocrâne au voisinage de la selle turcique. Tous ces vaisseaux sont de faible diamètre et l'irrigation cérébrale se fait essentiellement par les artères cérébrales qui pénètrent dans l'endocrâne par le *foramen magnum* après s'être détachées des artères vertébrales. Le sang veineux cérébral est surtout drainé par le sinus pétro-squameux qui traverse un vaste orifice post-glénoïdien et se jette dans la veine jugulaire externe.

Ces dispositions sont représentées chez les LÉMURIFORMES typiques : Adapidés et Notharctidés, Lémuridés s.s. (Lémurinés et Lépilémurinés), Indrinés, Archaeolémuridés et *Daubentonia*, ainsi que les Tupaiidés. Elles sont déjà présentes chez les Plésiadapidés éocènes qui en diffèrent essentiellement par l'absence du diverticule D^1 sous-tubaire et l'existence d'un rameau stapédien inférieur qui atteint l'orbite à travers le canal alisphénoïde. Cette ramification n'a d'équivalent, parmi les Lémuriens, que chez les Palaeopropithécinés.

A partir de ce type largement répandu, plusieurs tendances évolutives peuvent se manifester.

Extériorisation et allongement du tympanal.

Chez les Cheirogaléidés, le tympanal n'est plus englobé dans la bulle tympanique mais soudé au rebord pétreux. Cette disposition va se renforcer chez les LORISIFORMES où le tympanal, surtout au niveau de ses deux bras, va s'étaler sur la bulle qu'il contribue donc à limiter du côté externe. Cette contribution reste modeste mais, dans le cas des *Nycticebus* et *Loris*, elle s'affirme et s'accompagne d'une extension du côté externe qui réalise un début de conduit auditif externe osseux. Un conduit homologue existe déjà chez *Plesiadapis* et les TARSIIFORMES, et le tympanal prend une très grande extension chez les deux groupes de LÉMURIFORMES subfossiles géants et chez les Simiens. Chez les Mégaladapinés et les Palaeopropithécinés, le tympanal s'étale largement sur la bulle qu'il recouvre presque entièrement chez les seconds où il constitue une muraille entre les apophyses post-glénoïde et paraoccipitale. Dans ces deux cas, on trouve, associées au développement du tempanal, des dispositions qui rappellent beaucoup celles réalisées chez les Singes supérieurs Catarhiniens : enfoncement des bulles tympaniques dans la région pétromastoïdienne, disparition de la *fossa subarcuata*. Cette tendance au développement du tympanal est donc une tendance générale chez les Primates et les Lémuriens montrent plusieurs fois dans leur histoire des tentatives pour la réalisation d'un conduit auditif externe ossifié.

Pneumatisation de la région pétromastoïdienne.

Cette tendance, déjà perceptible chez les Cheirogaléidés et les Indridés, s'affirme considérablement chez les LORISIFORMES, et surtout les Lorisinés. Un quatrième diverticule, très vaste, s'étend en arrière et communique avec l'antre mastoïdien, lui aussi, très renflé. La saillie de la bulle, mieux cloisonnée, se fond avec le relief pétromastoïdien, et le trou carotidien, d'une position postéro-externe, devient postéro-interne, situé non loin du trou déchiré postérieur.

Source : MNHN, Paris

Modification de la circulation céphalique.

Les Cheirogaléidés montrent une disposition intermédiaire entre les LÉMURIFORMES typiques et les LORISIFORMES. L'essentiel du sang de la carotide interne ne passe plus par l'entocarotide intrabullaire mais par la carotide antérieure qui longe la face ventrale de la bulle, et après s'être anastomosée au niveau de l'orifice tubaire avec l'extrémité antérieure de l'entocarotide, pénètre dans l'endocrâne par un orifice particulier, le trou déchiré antérieur. Il semble que la carotide antérieure provienne de l'extension vers l'avant du rameau tubaire des Lémurinés.

On retrouve la même disposition chez les LORISIFORMES, chez lesquels la carotide antérieure prend un très grand développement tandis que le trou carotidien devient minuscule. C'est alors la carotide interne qui assure l'essentiel de l'irrigation céphalique, au détriment des cérébrales postérieures.

Le drainage du sang veineux subit lui aussi une transformation importante : c'est le sinus latéral qui joue le rôle le plus important et, après être sorti de l'endocrâne par le trou déchiré postérieur, il se jette dans la veine jugulaire interne qui devient prépondérante par rapport à la jugulaire externe.

Ces deux types d'irrigation ont conduit à subdiviser les Lémuriens en deux superfamilles distinctes. Cependant la position des Cheirogaléidés est ambiguë car, pour l'irrigation céphalique comme pour de nombreux autres caractères (tympanal, orbite, cornets, forme du neurocrâne...) on retrouve chez les représentants de cette famille, lémuriformes par leur dentition, des dispositions typiquement lorisiformes. Par leur nombre et leur précision, ces ressemblances ne nous semblent pas relever d'une convergence morphologique mais traduire au contraire d'étroites affinités, d'autant plus que la plupart des caractères lémuriformes, déjà signalés ou qui seront soulignés au passage, sont des caractères primitifs.

Raccourcissement du massif facial.

Trois mécanismes contradictoires interfèrent dans la réalisation du massif facial. Tout d'abord, l'augmentation de taille, phénomène général dans la plupart des lignées de Vertébrés, s'accompagne d'une augmentation allométrique du massif facial, nécessitée par une plus grande extension de l'arcade dentaire dont l'efficacité croît, en première approximation, comme le carré de l'allongement, tandis que la masse corporelle à nourrir croît comme un cube. C'est pourquoi, dans les groupes homogènes où existent des variations de taille importantes (*Microcebus murinus — Cheirogaleus* ; *Lichanotus — Indri* ; *Galago senegalensis — G. crassicaudatus*), les grandes formes ont proportionnellement un massif facial plus allongé.

Inversement, la spécialisation dentaire, en augmentant l'efficacité du système masticatoire, et un meilleur choix des aliments, en liaison avec un psychisme plus élaboré, permettent la réduction du nombre des dents par spécialisation de celles qui persistent. L'arcade dentaire se raccourcit et il en est de même pour le massif facial. Ce phénomène est bien illustré par les Indrinés par rapport aux Lémurinés.

Enfin, le mode d'association du massif facial au neurocrâne est très important. Seule la méthode vestibulaire permet une compréhension des mécanismes régissant la zone d'articulation crânio-faciale.

Chez *Palaeopropithecus* et *Megaladapis*, le massif facial n'a pas subi de poussée encéphalique et n'a pas basculé, ce qui contribue à allonger l'ensemble du crâne. Mais surtout, chez ces deux genres, la zone post-orbitaire a subi une forte élongation qui a entraîné la projection du massif facial et qui se manifeste par l'étirement de la région frontale située en arrière du crible ethmoïdal, à l'extrémité d'un long tunnel.

Inversement, le massif facial peut se réduire par contraction de l'ensemble neurocrâne-face : l'arcade dentaire se loge sous le massif facial et limite vers l'avant l'extension de la fosse temporale, comme c'est le cas chez les Lémuridés et surtout chez les Archaeolémuridés.

Fosses nasales.

Les cornets des fosses nasales sont sensiblement différents dans les deux superfamilles de Lémuriens. Chez les LÉMURIFORMES, les endoturbinaux, au nombre de 5 chez *Daubentonia*, se réduisent à

Source : MNHN, Paris

quatre chez tous les autres, subfossiles et actuels. L'endoturbinal I est prédominant mais ne dépasse guère la moitié du massif facial, en arrière du maxilloturbinal qui occupe la moitié antérieure. Chez les LORISIFORMES, l'endoturbinal I s'étend vers l'avant jusqu'au niveau de l'ouverture nasale. Les Cheirogaléidés montrent une disposition intermédiaire.

3. — Orbites et vision.

Les orbites sont, chez tous les Lémuriens modernes, limitées à l'extérieur par une barre post-orbitaire fronto-malaire, mais communiquent largement en arrière avec la fosse temporale. La limitation du côté externe est déjà réalisée à l'Eocène chez tous les Notharctidés et les Adapidés avec, peut-être, une exception pour *Pronycticebus*. Par contre, *Plesiadapis* ne montre aucune trace de processus post-orbitaire au niveau du malaire et du frontal. Chez diverses formes, on trouve une légère tendance au cloisonnement de l'orbite vers l'arrière, par étirement de l'arcade post-orbitaire en direction d'une crête portée par l'alisphénoïde (*Archaeolemur*).

Le rebord inféro-interne et la face interne de celle-ci, par leur architecture, correspondent à deux types.

Dans un premier cas, le rebord inférieur de l'orbite est constitué par le malaire qui se prolonge en avant jusqu'au lacrymal avec lequel il présente un contact. Le lacrymal est généralement bien développé, avec une partie faciale qui, typiquement, entoure l'orifice lacrymal, et une partie intra-orbitaire. La cloison qui limite les fosses nasales et l'orbite est surtout constituée par les deux processus orbitaires du frontal et du maxillaire qui s'affrontent en arrière du lacrymal en une longue suture longitudinale ; elle rejoint en arrière l'apophyse orbitaire du palatin, peu étendue au-delà de l'orifice naso-palatin. Cette disposition est réalisée chez les formes du Tertiaire (Plésiadapidés, Adapidés, Notharctidés), *Daubentonia*, *Lepilemur* et les Indridés actuels et subfossiles. Chez *Lemur* et à un titre moindre chez *Hapalemur*, la partie pré-naso-palatine du palatin s'allonge considérablement et atteint le lacrymal, séparant ainsi le frontal du maxillaire. Chez *Megaladapis*, la projection du massif facial vers l'avant entraîne une réduction de la partie post-orbitaire du maxillaire ; c'est le malaire qui constitue le plancher de l'orbite et se raccorde à l'apophyse orbitaire du frontal, entre le lacrymal et le palatin.

Le deuxième type, constitué par des formes exclusivement nocturnes, présente de grandes orbites. Il semble que ce soit cet accroissement qui ait entraîné l'écartement des os qui constituaient primitivement l'orbite et le comblement des espaces ainsi créés par de nouvelles formations :

— *l'os planum*, dérivé de l'ethmoïde, entre le frontal et le maxillaire d'une part, le lacrymal et le palatin d'autre part ;

— le maxillaire sur le rebord orbitaire, entre le malaire et le lacrymal de petite taille.

Les deux faces de ce dernier sont très réduites, et le trou lacrymal, situé dans le prolongement du rebord orbitaire, est bordé en avant par le maxillaire. C'est la disposition observée chez les LORISIFORMES, les TARSIIFORMES et les Anthropoïdes. On la rencontre également chez les Cheirogaléidés.

L'orientation des orbites est variable suivant les groupes. Souvent, les plans orbitaires semblent dirigés vers le haut. En fait, l'orientation vestibulaire, en situant le crâne en position d'alerte, ramène les axes orbitaires dans une direction orientée vers le bas. Cependant, chez *Palaeopropithecus* qui se déplace par brachiation, le regard est dirigé plus haut que chez ses congénères, mais beaucoup moins que ne le laissent supposer les orientations classiques du crâne.

Par rapport au plan sagittal, on note une tendance au rapprochement des axes optiques, ce qui, en conférant une vision binoculaire, permet une meilleure appréciation du relief. Cette tendance se manifeste très tôt (*Smilodectes* et *Pronycticebus* au Tertiaire), aussi bien chez les LORISIFORMES (*Loris* et *Nycticebus*) que chez les LÉMURIFORMES (*Lichanotus*, *Propithecus*, *Archaeolemur*) et aussi bien chez les formes considérées comme nocturnes (*lichanotus*) que chez les diurnes (*Archaeolemur*).

Les dimensions relatives des orbites semblent en liaison directe avec le mode de vie : les formes nocturnes (LORISIFORMES, Cheirogaléidés, *Hapalemur*, *Lepilemur*, *Lichanotus*, *Daubentonia*) ont de grandes orbites. Lorsque l'acquisition de grandes orbites s'accompagnent d'une migration de celles-ci vers l'avant, comme chez certains Lorisinés, le *septum* interorbitaire devient très mince. Les *Lemur*, diurnes à crépusculaires et surtout les formes subfossiles (*Megaladapis*, *Mesopropithecus*, Palaeopropithé-

Source : MNHN, Paris

cinés) et fossiles (*Adapis*, *Notharctus*) ont des orbites plus petites. Les grands Indridés actuels, *Propithecus* et *Indri*, exclusivement diurnes, ont des orbites de grande taille et un *fundus* de nocturne, avec un *tapetum lucidum* réfléchissant, ce qui semble indiquer une spécialisation diurne secondaire.

Si les Lémuriens diurnes ont complètement disparu de l'Afrique et de l'Indo-malaisie, on peut penser que ce groupe relique n'a pu persister face aux Singes, diurnes dans leur grande majorité, qu'en se réfugiant dans les niches écologiques nocturnes, tandis qu'à Madagascar, où les Singes n'existent pas et où les prédateurs sont peu nombreux, ils ont au contraire pu se diversifier en formes diurnes et nocturnes, ces dernières pouvant même coloniser secondairement une niche diurne.

4. — Dents, tractus digestif et régime alimentaire.

Peigne dentaire.

Chez les Lémuriens typiques, l'un des caractères unitaires est constitué par une disposition propre au groupe, à l'exclusion de tout autre, des dents préjugales de la mandibule : presque tous les Lémuriens, à partir de l'Eocène, à part *Daubentonia*, possèdent un « peigne dentaire », constitué par les incisives et les canines incisiformes, aplaties latéralement et fortement proclives. La prémolaire suivante est caniniforme. Généralement au nombre de six, les dents qui constituent le peigne sont réduites à quatre chez les Indridés, probablement deux incisives et deux canines: Cette formation est utilisée pour la nutrition et le toilettage de la fourrure, et une *sublingua* denticulée en assure le nettoyage.

Chez les Lémuriens du Tertiaire, le peigne n'est pas différencié et les dents incisives, petites, ne sont ni proclives ni comprimées latéralement, et la canine est caniniforme. Chez *Progalago* du Miocène inférieur, le peigne est différencié mais les dents sont moins proclives et moins comprimées que chez les LORISIFORMES actuels. Chez les Palaeopropithécinés, les dents antérieures, plus ou moins serrées, sont implantées presque perpendiculairement au rebord alvéolaire. Cependant, une usure en biseau leur confère le rôle fonctionnel du peigne dentaire non encore morphologiquement différencié.

Chez *Plesiadapis*, du début du Tertiaire, et *Daubentonia*, chaque demi-mâchoire porte une unique incisive hypertrophiée, réalisant une disposition qui rappelle celle des Rongeurs. Cette convergence de forme paraît liée à un régime alimentaire voisin et n'implique pas de proches relations phylogénétiques, d'autre part contredites par l'anatomie (structure de l'émail dentaire, dentition de lait, développement du tympanal). Chez *Daubentonia*, la ressemblance avec les incisives de Rongeurs est très grande puisque ces dents à croissance continue ne portent qu'une couche d'émail, sur leur face antérieure.

Incisives supérieures.

Des trois incisives garnissant chaque demi-mâchoire des Mammifères primitifs, deux au plus sont conservées chez les Lémuriens et, d'une manière générale, elles sont réduites en taille : Lémuridés, Cheirogaléidés, LORISIFORMES. Elles ont même complètement disparu chez *Lepilemur* et *Megaladapis*.

Cependant, les Indrinés actuels montrent une tendance moindre à leur réduction, tout en acquérant une couronne aplatie suivant la ligne alvéolaire, ce qui leur donne un rôle coupant. Ces mêmes dents acquièrent un développement notable chez *Palaeopropithecus*, mais c'est chez *Archaeolemur* que s'épanouit cette tendance, dans la réalisation de larges dents aplaties antéro-postérieurement et disposées suivant une arcade antérieure coupante qui relie les deux crêtes cisaillantes des prémolaires. Ces dents ressemblent à celles des Singes supérieurs, mais elles restent séparées par un diasthème et sont implantées obliquement, leur racine divergeant de part et d'autre du plan sagittal, comme chez les Indridés. Par contre, les incisives supérieures de *Hadropithecus*, elles aussi très développées, sont aplaties latéralement.

Prémolaires.

Le nombre primitif de molaires, quatre par demi-mâchoire, ne se rencontre que chez certaines formes du début du Tertiaire : à la mâchoire inférieure chez certains *Plesiadapis*, les Notharctidés

Source : MNHN, Paris

et les Adapidés, à l'exception de *Protoadapis* qui ne porte que trois prémolaires à la mandibule. A partir du début du Miocène, chez toutes les formes connues, les premières prémolaires P^1 et P_1 ont disparu. Chez les Indridés, la réduction se poursuit, et on ne trouve que deux prémolaires par demi-mâchoire (P^2 et P^4, P_3 et P_4). La persistance de trois prémolaires par demi-mâchoire fait classer *Lepilemur* parmi les Lémuridés, malgré ses grandes affinités avec les Indrinés.

Chez les Plésiadapidés, la forme la plus récente, *Megachiromyoides*, ne porte qu'une prémolaire très molarisée par demi-mâchoire. Quant à *Daubentonia*, il ne conserve qu'une prémolaire très régressée au maxillaire, mais la dentition lactéale comporte deux molaires de lait par demi-mâchoire.

Simples et monocuspides en arrière de la canine, les prémolaires suivantes montrent, dans tous les groupes, une tendance à se molariser : à la cuspide principale, comprimée latéralement et portant en avant et en arrière une arête aiguë longitudinale se raccordant éventuellement à un petit style basal, s'adjoint un protocone lingual, relié à la cuspide buccale par une crête oblique. Cette évolution de plus en plus marquée des prémolaires antérieures, monocuspides, aux prémolaires postérieures, se retrouve dans les lignées des Notharctidés, des Adapidés, en passant des formes les plus anciennes aux plus récentes. C'est le stade atteint par les dernières prémolaires des Cheirogaléidés, *Lemur* s.l., *Lepilemur*, Indridés, *Megaladapis* et *Palaeopropithecus*. La couronne des dernières prémolaires peut se compliquer ensuite, par l'adjonction d'une troisième cuspide buccale, le métacone. Ce stade, déjà atteint chez *Adapis*, se retrouve chez les Lorisinés.

Mais la molarisation peut être poussée au point que la dernière prémolaire soit presque semblable par la forme et les dimensions, à la première molaire, comme chez les Galaginés et *Hapalemur*.

Les prémolaires antérieures sont souvent de petite taille mais ont parfois tendance à s'allonger et chez *Phaner* (Cheirogaléidés) et *Euoticus* (Galaginés), elles deviennent caniniformes et doublent en arrière la canine vraie.

A la mâchoire inférieure, on constate la même tendance à la molarisation dans les mêmes groupes : à partir d'un type monocuspide, la dent acquiert un talonide qui s'élargit vers l'arrière. C'est ainsi que chez *Hapalemur*, P_4 présente, tout comme une molaire, un trigone mésial prolongé par un talonide creusé d'un bassin central bordé d'une crête portant un entoconide lingual et un hypoconide buccal.

Rappelons qu'en arrière du peigne dentaire, c'est P_3 qui joue le rôle de canine.

Une spécialisation transformant la moitié antérieure de la bouche en cisaille apparaît chez les Indrinés et surtout chez *Archaeolemur* : chez ces derniers, à la mâchoire inférieure comme à la supérieure, les cuspides s'alignent suivant une crête continue tranchante, affutée par une usure réciproque contre la série opposée.

Molaires.

Tous les Lémuriens connus, actuels ou fossiles, portent trois molaires par demi-mâchoire.

A la mâchoire supérieure, le type primitif est constitué par une couronne tricuspide, deux cuspides buccales et une cuspide linguale. Ce stade est représenté chez les Notharctidés primitifs (*Pelycodus*), les Cheirogaléidés et les Lémuridés (*Lemur* s.l., *Hapalemur*, *Lepilemur*, *Megaladapis*). Dans la plupart des groupes, on note une tendance à l'acquisition d'un quatrième tubercule, tout au moins sur les deux premières molaires. Chez les Plésiadapidés et les Notharctidés évolués, cette cuspide, reliée par une crête au protocone, provient du dédoublement de celui-ci et correspond donc à un pseudo-hypocone dont on peut suivre l'individualisation dans les séries éocènes de *Notharctus*. Parallèlement, dans les autres groupes, en particulier les Adapidés contemporains, on assiste à l'individualisation d'un hypocone vrai à partir du *cingulum* linguo-distal. D'une dent triangulaire, on passe ainsi à une dent quadratique lorsque l'hypocone a atteint des dimensions comparables à celles des cuspides du trigone initial, comme chez les Lorisinés évolués (*Arctocebus* et *Loris*), les Galaginés, les Indrinés et les Palaeopropithécinés, les Archaeolémuridés et les Daubentoniidés.

A la mâchoire inférieure, la molaire primitive est constituée par un trigonide mésial prolongé distalement par un talonide. Moins élevé, ce dernier est constitué d'une crête qui porte typiquement trois cuspides et entoure un bassin qui reçoit, en occlusion, le protocone de la molaire supérieure qui lui fait face. En fait, la cuspide mésiale du trigonide, le paraconide, n'existe que chez les Plésiadapidés,

Source : MNHN, Paris

les formes primitives de Notharctidés et d'Adapidés et chez les grands Lémuriens subfossiles, *Megaladapis* et Palaeopropithécinés. Au sein des séries éocènes, on assiste à une réduction progressive du paraconide qui a disparu chez les formes avancées (*Smilodectes*, *Anchomomys*, *Adapis*...), tandis qu'à partir du talonide qui se développe, l'hypoconulide tend à s'individualiser pour constituer sur la dernière molaire un troisième lobe qui devient énorme chez *Megaladapis*.

Parallèlement à l'évolution du nombre des dents et des cuspides, la forme de ces dernières se diversifie, en liaison avec le régime alimentaire. A partir du type banal frugivore-insectivore primitif (formes de l'Eocène, Cheirogaléidés, Galaginés), les cuspides deviennent plus aiguës chez les Insectivores (*Loris*, *Nictycebus*, *Arctocebus*), ou au contraire s'émoussent et deviennent indiscernables (*Perodicticus*, *Daubentonia*). Chez les végétariens, aux prémolaires coupantes, font suite des molaires broyeuses où les cuspides linguales et buccales, disposées face à face, sont reliées par des crêtes transversales, dispositif d'abrasion efficace grâce à l'articulation tempo-mandibulaire permettant à la mandibule des mouvements d'arrière en avant (Indridés, Archaeolémuridés). Chez les Archaeolémuridés, ces crêtes sont séparées par de profonds replis d'émail qui par suite de l'abrasion des cuspides, constituent des crêtes en relief entre les îlots d'ivoire en dépression rappellant les dispositions observées chez les Rongeurs. Chez les grands Lémuriens subfossiles, Palaeopropithécinés et Mégaladapinés, l'abrasion est importante et donne naissance à des dents typiquement sélénodontes évoquant celles des Ongulés.

Tube digestif.

Le tube digestif a la particularité de présenter, chez toutes les formes actuelles, une boucle constante, l'*ansa coli* qui peut atteindre, de même que le *coecum*, des dimensions considérables chez les phyllophages complets comme les Indrinés. Ces derniers sont, d'autre part, remarquables par la très grande extension de leurs glandes salivaires.

5. Membres et locomotion.

Tendances générales.

La totalité des Lémuriens est fondamentalement arboricole avec des spécialisations variées. La clavicule est bien développée et l'humérus présente une tête bien différenciée et un trou sus-épitrochléen constant. Le radius et le cubitus, de même que le tibia et le péroné, sont libres et permettent de larges mouvements de rotation du poignet et de la cheville. Le fémur porte un troisième trochanter peu marqué.

Le carpe montre une tendance à se modifier en relation avec la divergence du pouce ; le scaphoïde et l'os crochu prennent un grand développement au détriment des os voisins de la même rangée, le semi-lunaire et le grand os. Quant à ce dernier, il a tendance à perdre le contact avec la rangée proximale dont il devient séparé, chez les formes les plus évoluées, par l'os central qui occupe une position moins excentrée. Cet os manifeste d'autre part une tendance à se souder au scaphoïde. Cette évolution est à peine commencée chez *Notharctus* et les Tupaiidés.

Le pouce est disjoint de l'ensemble des autres doigts auxquels il peut s'opposer et constitue ainsi une pince didactyle plus ou moins parfaite suivant son degré de divergence. Celui-ci est très important chez les Indrinés et surtout les Lorisidés. L'axe de la main subit un déplacement par rapport à la disposition mammalienne primitive où le doigt III est le plus long (type mésaxonique). Chez les Lémuridés et les Cheirogaléidés, le doigt IV dépasse à peine le III ; le II est encore long ; cette évolution se poursuit chez les Indrinés et *Daubentonia*. Chez les Lorisidés, l'extrême réduction de l'index confère au doigt IV, très allongé, une position centrale, dans l'axe de la paume, en opposition avec le doigt I.

Le pied montre un allongement du calcaneum et du scaphoïde qui correspond à une aptitude générale au saut chez les Lémuriens. L'*hallux* est divergent et plus robuste, comme le pouce de la main.

Chez la plupart des formes actuelles, les doigts sont garnis d'ongles plats, à l'exception du deuxième orteil, qui porte une griffe. Sa structure, et l'existence de griffes à tous les doigts chez les Tupaiidés et vraisemblablement chez *Notharctus* et les Plésiadapidés, (comme le montrent les rares phalanges

Source : MNHN, Paris

distales découvertes et qui sont aplaties transversalement à leur extrémité), laissent supposer qu'il s'agit de la conservation d'une disposition primitive sur le doigt le moins spécialisé dans la préhension. *Daubentonia* a conservé des griffes à tous ses doigts, à l'exception des pouces.

Les paumes des mains et les plantes des pieds portent des coussinets, importants sur le plan évolutif. Les dispositions les plus primitives semblent être représentées chez les Lémuridés, chez qui la fusion des petites verrues cornées n'est pas achevée dans la région proximale des paumes et des plantes. Un stade ultérieur, encore très primitif, est représenté par la paume des Cheirogaléidés, chez qui les coussinets apparaissent bien circonscrits et disposés en un cercle de six coussinets saillants et distincts. Chez les formes plus évoluées, les coussinets marquent une tendance à la fusion (Lorisinés), tendance déjà perceptible dans les régions distales des pieds et des mains des Lémurinés. Au processus de fusion, s'ajoute l'élongation des métapodes, qui entraîne l'étirement des coussinets chez les Galagidés et surtout chez *Lepilemur* et les Indrinés.

L'étude des coussinets et des dermatoglyphes souligne l'originalité de certains genres dans leur groupe : *Varecia* parmi les *Lemur* s.l., *Phaner* parmi les Cheirogaléidés.

Types de locomotion.

D'après les études consacrées aux membres, il semble que très tôt, les Lémuriens aient été caractérisés par un mode de vie arboricole avec acquisition précoce de l'aptitude au saut comme le montre l'allongement proximal du tarse chez *Notharctus*. Il semble que ce type de locomotion ne soit plus représenté, si ce n'est par *Hapalemur simus*, les autres constituants des types dérivés :

— Type grimpeur vertical-sauteur : les aptitudes au saut sont développées avec diminution de l'indice intermembral (II compris entre 49 et 67) et allongement des extrémités : Galagidés, *Lepilemur* et les Indrinés.

— Type quadrupède arboricole : l'aptitude au saut est médiocre et la locomotion consiste en un galop plus ou moins habile sur les branches horizontales : Cheirogaléidés et Lémurinés. L'indice intermembral est plus grand (II compris entre 68 et 74). Le plus grand des Galagos, *G. crassicaudatus*, est intermédiaire entre ces deux types de locomotion tandis que *Lemur catta*, le plus sauteur des *Lemur*, est celui qui se tient le plus à terre où il se déplace souvent par sauts bipèdes.

— Type grimpeur lent : marche lente où seule une extrémité quitte à la fois le support. Les membres sont subégaux (II compris entre 63 et 95) et diverses particularités anatomiques (fosse olécrânienne profonde et olécrâne bas permettant une extension complète du bras, *rete mirabile* au niveau des os longs...) caractérisent ce type de locomotion représenté chez les Lorisinés actuels. Plusieurs formes subfossiles se rattachent à ce type, avec des orientations différentes : les *Pachylemur* rappellent les *Lemur* actuels, mais avec une démarche plus lourde et plus lente, une moindre aptitude au saut et un mode de vie plus terrestre. *Megaladapis* et probablement *Archaeoindris* s'apparentent au Koala par leur locomotion de grimpeur-sauteur lent, aux sauts bipèdes à terre. Enfin les Mésopropithèques seraient intermédiaires entre le lent quadrupédalisme des *Pachylemur* et le grimper lent des *Megaladapis*.

— Type quadrupède terrestre : non représenté chez les Lémuriens actuels, ce type de déplacement qui ressemble à celui des Cercopithécinés, était réalisé chez les Archaeolémuridés subfossiles.

— Type brachiateur : inconnu lui aussi chez les Lémuriens actuels, mais développé dans presque toutes les familles de Singes. Ce type de déplacement arboricole le plus évolué était réalisé chez *Palaeopropithecus* sous une forme qui en faisait le brachiateur le plus élaboré de tous les temps (II = 146, supérieur à celui des Pongidés), avec ses mains démesurément allongées en crochets.

Sur le plan de la locomotion, les Lémuriens ont présenté une diversification presqu'aussi grande que les Singes, mais les formes actuelles n'en sont plus qu'imparfaitement représentatives.

Daubentonia, dont la locomotion s'apparente à celle des *Lemur*, se singularise, en plus de la présence de griffes sur tous les doigts à l'exception du pouce, par la présence à la main d'un doigt III très allongé, extrêmement grêle, rendu particulièrement mobile par l'allongement du métacarpien qui amène l'articulation métacarpo-phalangienne au-delà du contour de la paume de la main. Ce doigt est utilisé par percussion pour la localisation des galeries d'Insectes xylophages.

Source : MNHN, Paris

6. — Appareil reproducteur et reproduction

Les ovaires présentent chez les LORISIFORMES la particularité, unique chez les Primates, de posséder durant la vie adulte de l'animal, une ovogenèse à partir de cordons de Pflüger fonctionnels. Les Cheirogaléidés conservent cette particularité quelques jours après leur naissance mais chez les Lémuridés et les Indridés, cette propriété n'appartient qu'au stade fœtal, comme chez les Primates supérieurs.

La longueur des cornes utérines est caractéristique des familles : très longues chez les Cheirogaléidés, elles le sont moins chez les Lémuridés et deviennent très courtes chez les Indrinés. De même, chez les LORISIFORMES, longues chez les Lorisinés, elles sont très courtes chez les Galaginés.

L'activité testiculaire semble cyclique chez la plupart des Lémuriens, comme l'activité ovarienne qui est polyœstrienne saisonnière dans beaucoup de cas. Ces variations, qui n'existent plus chez les Primates supérieurs, se retrouvent chez les Mammifères inférieurs. L'ouverture cyclique du vagin, caractéristique des Microcèbes, Chirogales et certains Galagos, est largement répandue chez les Insectivores (Soricidés, Talpidés), certains Rongeurs et Carnivores.

7. — Encéphale.

Parmi les Lémuriens dont l'encéphale est suffisamment connu, par observation directe ou étude de moulages endrocrâniens, seul le *neopallium* de *Daubentonia* ne montre pas de trace d'operculisation du territoire central. Chez tous les autres, les régions situées de part et d'autre de la *pseudosylvia* s'invaginent suivant un processus qu'on retrouve chez les Primates supérieurs. C'est le lobe temporal qui le premier prend une grande extension et introduit un élargissement du neurocrâne et une diminution de la constriction post-orbitaire. Cette évolution atteint son amplitude maximale chez les Indridés pour qui l'encéphale atteint sa plus grande sphérisation. Le lobe frontal et l'occipital restent cependant modestes : le cervelet, presque entièrement à découvert chez les Cheirogaléidés, n'est pas totalement recouvert par les lobes occipitaux chez les formes évoluées ; quant au lobe frontal, ce n'est que chez les Archaeolémuridés qu'il atteint une complication qui le situe au niveau des Singes Platyrhiniens les plus spécialisés et des Catarhiniens Cynomorphes.

En dehors de la *pseudosylvia* résultant de l'operculisation, le *neopallium* présente, à l'exclusion des Cheirogaléidés lissencéphales, plusieurs sillons qui existent rarement chez les Mammifères inférieurs et qui ont été homologués à ceux du cerveau des Singes et de l'Homme : l'orbitaire, sur le lobe frontal antérieur, le coronal (*sulcus rectus*) au-dessus du complexe sylvien, le central (*sulcus centralis*, ou sillon de Rolando chez l'Homme), et chez les formes les plus évoluées d'Indridés, le *sulcus lunatus* qui limite, vers l'avant, l'aire cortico-visuelle occipitale. Sur la face interne, le complexe calcarin est toujours triradié.

8. — Caryotypes.

Domaine de recherche très prometteur pour l'étude de la phylogénie de groupes bien circonscrits, la cytologie n'est pas encore parvenue à mettre au point des techniques de mise en évidence des chromosomes suffisamment sûres pour permettre de comprendre leur évolution morphologique. Les premiers résultats montrent que les formes considérées comme primitives, comme les Cheirogaléidés, possèdent un grand nombre de chromosomes tous acrocentriques. Chez les formes plus élaborées sur le plan de la garniture chromosomique, on constate une réduction du nombre de chromosomes ainsi qu'une raréfaction des acrocentriques liée à l'apparition, en nombre de moitié inférieur, de chromosomes médiocentriques ou submédians : ce mécanisme, connu sous le nom de « fusion centrique robertsonienne » est illustré dans la série des Lémurinés, où le nombre fondamental (NF = somme des bras des autosomes) reste constant dans les diverses lignées caractérisées chromosomiquement. Les tentatives d'hybridation montrent que dans ce groupe en particulier, la notion d'espèce est sujette à caution, plusieurs d'entr'elles n'étant probablement que des variétés séparées par des barrières géographiques. Malheureusement

Source : MNHN, Paris

dès qu'on s'adresse à des groupes familiaux, le nombre fondamental varie par des mécanismes mal, expliqués et les chromosomes fusionnés, généralement non identifiables, ne permettent pas de tirer de conclusion phylétique.

9. — Biologie.

Chez certaines formes primitives, *Cheirogaleus*, *Microcebus murinus*, *Galago*, on constate l'existence d'un cycle biologique saisonnier caractérisé par une accumulation de réserves à la saison chaude et humide et par un ralentissement d'activité pendant la saison froide et sèche. Or, à Madagascar, situé en zone intertropicale, les variations de climat, assez peu marquées, ne justifient pas un processus de lutte contre le froid qui s'apparente à l'hibernation, et qui ne se retrouve pas chez les autres Lémuriens, y compris les autres Cheirogaléidés, *Microcebus coquereli* et *Phaner*. Il semble que nous soyons là en présence d'un mécanisme biologique rémanent, hérité d'une époque où des conditions climatiques plus contrastées régnaient à Madagascar.

Les jeunes, en moyenne au nombre de deux ou trois par portée chez les Cheirogaléidés et les LORISIFORMES, sont uniques chez les autres LÉMURIFORMES pour lesquels la gestation est plus longue et l'état de maturité du jeune à la naissance plus grand. Chez les Cheirogaléidés, les nouveaux-nés ont les yeux fermés et, incapables de s'agripper à la mère, sont transportés entre les dents, un à un, par la mère. Il en est de même pour l'unique jeune de *Varecia*. Pour la plupart des autres formes, le jeune est bien développé à la naissance et s'agrippe au pelage de la mère au repos, mais celle-ci doit encore le transporter en le saisissant avec la bouche. Chez les Indridés, le jeune est assez vif pour se fixer sous le ventre de sa mère dès les premiers jours, même quand celle-ci est en mouvement. L'allongement de la gestation, qui correspond à une maturation plus grande du fœtus, est associé à un allongement de la vie juvénile prépubère.

Sur le plan social, les formes nocturnes sont pour la plupart solitaires (Cheirogaléidés, LORISIFORMES, *Lepilemur*, *Lichanotus*, *Daubentonia*). *Hapalemur*, nocturne, *Varecia*, crépusculaire et les grands Indrinés diurnes vivent en groupes familiaux de deux à cinq individus. Les *Lemur* constituent des groupes sociaux plus importants pouvant comporter plus d'une dizaine de membres, dont plusieurs mâles adultes. Ces groupes sont pérennants et ne semblent pas directement liés à l'activité sexuelle saisonnière.

b) — *TAXONOMIE*

Les Primates non Anthropoïdes, qui sont essentiellement constitués par les Lémuriens tels que nous les avons définis, doivent être, à la lumière de nos études phylogénétiques, rangés suivant la hiérarchie taxonomique proposée ci-dessous (les groupes non étudiés sont ( ) et les formes disparues précédées de *).

Ordre des Primates Linnaeus, 1758
- Sous-ordre des Prosimii Illiger, 1811
  - Infraordre des Lémuriformes Gregory, 1915
    - (Superfam. des Tupaioidea Dobson, 1882)
      - (*Fam. des Anagalidae Simpson, 1931)
      - (Fam. des Tupaiidae Mivart, 1868)
    - Superfam. des Lemuroidea Mivart, 1864
      - *Fam. des Plesiadapidae Trouessart, 1897
        - **Pronothodectes* Gidley, 1923
        - **Plesiadapis* Gervais, 1877
        - **Chiromyides* Stehlin, 1916
        - **Platychoerops* Charlesworth, 1854
      - *Fam des Adapidae Trouessart, 1879.
        - **Protoadapis* Lemoine, 1878

Source : MNHN, Paris

Adapis Cuvier, 1821
Pronycticebus Grandidier, 1904
Anchomomys Stehlin, 1916
Coenopithecus Rütimeyer, 1862
Gesneropithex Hürzeler, 1946

*Fam. des Notharctidae Trouessart, 1879
Cantius Simons, 1962
Pelycodus Cope, 1875
Notharctus Leidy, 1870
Smilodectes Wortman, 1903

Fam. des Cheirogaleidae
s. fam. des Cheirogaleinae Gregory, 1912
Microcebus Geoffroy, 1828
Cheirogaleus Geoffroy, 1812
Allocebus Petter-Rousseaux et Petter, 1967
s. fam. des Phanerinae
Phaner Gray, 1870

Fam. des Lemuridae Gray, 1821
s. fam. des Lemurinae Mivart, 1864
Hapalemur Geoffroy, 1851
Lemur Linnaeus, 1758
Varecia Gray, 1863
Pachylemur Lamberton, 1946
s. fam. des Lepilemurinae Petter et Petter-Rousseaux, 1967
Lepilemur Geoffroy, 1851
*s. fam. des Megaladapinae
Megaladapis Forsyth-Major, 1893

Fam. des Indridae Burnett, 1828
s. fam. des Indrinae Geoffroy, 1851
Mesopropithecus Standing, 1908
Lichanotus Illiger, 1811
Propithecus Bennett, 1832
Indri Geoffroy, 1796
*s. fam. des Palaeopropithecinae
Archaeoindris Standing, 1908
Palaeopropithecus Grandidier, 1899

*Fam. des Archaeolemuridae
*s. fam. des Archaeolemurinae Standing, 1908
Archaeolemur Filhol, 1895
*s. fam. des Hadropithecinae Abel, 1931
Hadropithecus Lorenz, 1900

Superfam. des Daubentonioidea Gill, 1872

Fam. des Daubentoniidae Gray, 1870
Daubentonia Geoffroy, 1800

Infraordre des Lorisiformes Gregory, 1915

Fam. des Lorisidae Gregory, 1915
*s. fam. des Progalaginae
Progalago Mac Innes, 1943
Komba Le Gros Clark et Thomas, 1952

Source : MNHN, Paris

s. fam. des Galaginae Mivart, 1864
Galago Geoffroy, 1795
Galagoides Smith, 1833
Euoticus Gray, 1863

s. fam. des Lorisinae Flower et Lydekker, 1891
Loris Geoffroy, 1796
Nycticebus Geoffroy, 1812
Arctocebus Gray, 1863
Perodicticbus Bennett, 1831

(Infraordre des Tarsiiformes Gregory, 1915)

(*Fam. des Anaptomorphidae Cope, 1833)

(Fam. des Tarsiidae Gill, 1872)

(Sous-ordre des Anthropoidea Mivart, 1864)

Par rapport à la classification établie par Simpson (1945), en dehors des modifications intervenues par suite d'une meilleure connaissance des formes fossiles du Tertiaire, les principales différences sont les suivantes :

— érection des Cheirogaléinés en une famille distincte des Lémuridés et présentant des affinités phylogéniques avec les LORISIFORMES. Sa position au début desf amilles actuelles rend compte de ses caractères primitifs mais ne met pas en évidence ses affinités lorisiformes ;
— distinction des Adapidés et des Notharctidés considérés comme deux familles distinctes ;
— érection des Archaeolémuridés en une famille distincte ;
— séparation de *Lepilemur* des autres Lémurinés ;
— séparation de *Phaner* des autres Cheirogaléinés parmi lesquels le genre *Allocebus* est distingué ;
— assimilation de *Prohapalemur gallieni* subfossile à *Hapalemur simus* ;
— assimilation du genre *Neopropithecus* à *Mesopropithecus* et de l'espèce *N. globiceps* et *N. platyfrons* à l'espèce unique *M. platyfrons*.

c) — *RELATIONS PHYLÉTIQUES ENTRE LES FAMILLES*

Les Lémuriens correspondent à trois phases principales d'expansion, dissociées dans l'espace et le temps.

Les Lémuriens du début du Tertiaire correspondent à trois groupes. Les premiers connus, les Plésiadapidés, répandus à partir du Paléocène supérieur simultanément en Europe et en Amérique du Nord, sont trop spécialisés, avec leurs incisives de type rongeur et leur tympanal allongé, pour pouvoir être considérés comme la souche des formes typiquement éocènes et ils doivent être placés sur un rameau latéral. Les Adapidés et les Notharctidés, représentés dans les deux continents septentrionaux au début de l'Eocène par des formes peu évoluées, du point de vue dentaire en particulier, s'isolent et se développent indépendamment pendant la plus grande partie de l'Eocène, les Adapidés en Europe, les Notharctidés en Amérique du Nord. Les formes terminales sont trop évoluées pour avoir donné naissance aux formes modernes et se sont éteintes à la fin de l'Eocène sans descendance.

Il est probable que ce sont des formes peu spécialisées, ressemblant à celles du début de l'Eocène ou existant vraisemblablement déjà à la fin du Paléocène, qui se sont répandues en Afrique où elles se sont différenciées en une deuxième radiation qui est la plus mal connue : on ne connaît aucun reste de Lémurien fossile datant de l'Oligocène.

Au début du Miocène, les LORISIFORMES sont déjà différenciés (Progalaginés) et se diversifient ultérieurement en Galaginés sauteurs et en Lorisinés grimpeurs lents, tous nocturnes, ce qui leur permet d'occuper des niches écologiques où ils ne sont pas en compétition avec les Singes.

Source : MNHN, Paris

La troisième radiation, la plus riche et la mieux représentée, s'est développée à Madagascar mais son origine est mal connue : les seuls fossiles en notre possession appartiennent à la célèbre faune subfossile qui s'est éteinte il y a quelques centaines d'années seulement.

L'étude de la composition des faunes malgaches et du pourtour de l'Océan Indien, des mouvements relatifs des divers blocs continentaux, des périodes géocratiques durant le Tertiaire mène aux conclusions suivantes (cf. chap. Lémuriens) :

— Le peuplement de Madagascar s'est fait, pour l'essentiel, à partir de l'Afrique, en particulier pour les Lémuriens ;

— l'invasion s'est faite de manière fortuite, grâce à des radeaux végétaux charriés par les grands fleuves et portés d'îles en îles, pendant les périodes géocratiques. Les animaux aquatiques et sylvicoles ont été favorisés mais, parmi ceux-ci, le tri s'est fait de manière aléatoire, suivant la technique de la « course d'obstacles ».

— la période géologiquement la plus favorable pour une traversée du Mozambique par les groupes-souches des Lémuriens malgaches se situe à la fin de l'Eocène-début de l'Oligocène et peut-être à la fin du Miocène ;

— les conditions de transport ont pu être notablement favorisées par des modifications climatiques engendrant des pluies torrentielles et des vents portant de l'Afrique vers Madagascar. Les variations absolues de latitude de la Grande Ile durant le Tertiaire laissent d'autre part supposer que Madagascar a pu se trouver plus près de l'Afrique et s'en serait éloignée par dérive continentale au cours des 60 derniers millions d'années.

— l'origine du peuplement en Lémuriens est polygénétique. Au moins un type de LÉMURIFORME, Lémuridé primitif, a fait partie du groupe colonisateur et a pu se diversifier à l'extrême dans un milieu neuf, sans concurrence avec des Primates ou des prédateurs de grande taille, en donnant naissance aux Mégaladapinés géants et Lépilémurinés. A partir de ces derniers se sont développés les phyllophages à dentures réduites, Indrinés actuels et Palaeopropithécinés subfossiles géants ; à partir des ancêtres des Indrinés, se sont différenciés les Archaeolémuridés, caractérisés par leur forte cérébralisation. Les Cheirogaléidés, qui sont des LÉMURIFORMES, constituent un groupe relique dont les formes voisines ont donné naissance aux LORISIFORMES africains. Ils ont eux aussi réussi la traversée. Enfin, si on admet que *Daubentonia* est une forme qui s'est différenciée précocement du tronc Lémurien, il faut admettre l'existence d'au moins trois souches de Lémuriens ayant traversé le Mozambique avec succès.

Actuellement, les Lémuriens ne représentent parmi les Primates qu'un groupe assez peu diversifié. Il y a seulement quelques millénaires, les *Megaladapis* aux mouvements lourds et les Palaeopropithèques brachiateurs peuplaient les forêts malgaches, d'autre part habitées par de nombreuses formes archaïques et géantes comme les Aepyornis et les Tortues terrestres. Si cette faune a vu son affaiblissement lié à des variations de milieu, c'est à l'Homme que revient la responsabilité de la disparition complète des formes les plus vulnérables.

Son œuvre destructrice n'est pourtant pas terminée et les Lémuriens, les Mammifères les plus précieux de l'Ile par leur position phylétique, sont menacés de disparition : *Daubentonia*, véritable fossile vivant, n'est plus représenté que par quelques dizaines d'exemplaires, et tous les autres souffrent de la disparition de leurs habitats naturels et de l'acharnement des hommes. C'est pourquoi, comme l'ont souligné les membres participant à la conférence Internationale sur la Protection de la Nature, réunis à Tananarive en Décembre 1971, il n'est que temps d'organiser la sauvegarde de cet inestimable patrimoine, un des « sanctuaires » de la nature, si on ne veut risquer, avant longtemps, d'en être réduit à étudier le groupe des Lémuriens avec des techniques exclusivement paléontologiques.

Rédaction du manuscrit terminée le 28/1/72.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ABEL O. (1931). — Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbelthiere. Fischer, Jena, t. XVI, 398 p.

AFFOLTER M. (1938). — Les organes cutanés brachiaux ♂ d'*Hapalemur griseus*. *Bull. Acad. malgache*. Tananarive, t. 20, pp. 77-100.

ANDREW R. J. (1964). — Displays of the Primates. In *Evolutionary and genetic of Primates* (II). BUETTNER-JANUSH J. ed., Academic Press, New York and London.

ANDRIAMIANDRA A. (1971). — L'appareil génital femelle du *Lemur catta* Linnaeus 1758 : Histologie et Histophysiologie. *C. R. Ass. Anat.*, pp. 164-181.

ANDRIAMIANDRA A. et RUMPLER Y. (1968). — Rôle de la testostérone sur le déterminisme des glandes brachiales et antébrachiales chez le *Lemur catta*. *C. R. Séanc. Soc. Biol.*, t. 162, nº 8-9, pp. 1651-1655.

ANDRIAMIRADO C. A. R. (1971). — Recherches paléomagnétiques sur Madagascar. Résultats et interprétations dans le cadre de la dislocation de la partie orientale du Gondwana. *Thèse*. Strasbourg, 202 p.

ANTHONY R. (1928). — Leçons sur le cerveau. Doin, Paris, 359 p.

ANTHONY R. et de SANTA MARIA A. S. (1912). — Le territoire périphérique du *neopallium* chez les Primates. *Rev. anthrop.* t. 22, pp. 141-155.

ANTHONY R. et COUPIN F. (1931). — Tableau résumé d'une classification générique des Primates fossiles et actuels. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat., Paris*, pp. 566-569.

BATTISTINI R. et VERIN P. (1967). — Écologie changes in protohistoric Madagascar. In *Pleistocene Extinctions, the search for a cause*. MARTIN P. S. et WRIGHT H. E. ed., Yale University Press, pp. 407-424.

BAUCHOT R. et STEPHAN H. (1966). — Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens. *Mammalia*, t. 30, nº 1, pp. 160-196.

BAUCHOT R. et STEPHAN H. (1967). — Encéphales et moulages endocrâniens de quelques Insectivores et Primates actuels. *Colloques Int. du CNRS*, nº 163, pp. 575-586.

BEDDARD F. E. (1895). — On the brain of the Lemurs. *Proc. zool. Soc. Lond.*, pp. 142-148.

BENDER M. A. and METTLER L. E. (1958). — Chromosome studies of Primates. *Sciences*, 128, pp. 186-190.

BENDER M. A. and CHU E. H. Y. (1963). — The Chromosomes of Primates. In *Evolutionary and Genetic Biology of Primates* (I). J. BUETTNER-JANUSCH J. ed., Academic Press, New York and London, pp. 261-310.

BENNEJEANT Ch. (1936). — Anomalies et variations dentaires chez les Primates. P. Vallier, Clermont Ferrand, 258 p.

BENZECRI J. P. (1969). — Algorithmes de géométrie euclidienne en analyse des données. *Cours multigraphié*. I.S.U.P., Paris.

BENZECRI J. P. (1969). — Description mathématique des classifications. *Cours multigraphié*. I.S.U.P., Paris.

BENZECRI J. P. (1969). — Construction ascendante d'une classification hiérarchique. *Cours multigraphié*, I.S.U.P., Paris.

BENZECRI J. P. (1970). — Leçons sur l'analyse statistique des données multidimensionnelles. *Cours multigraphié*, I.S.U.P., Paris.

BENZECRI J. P. (1970). — Problèmes et méthodes de la taxinomie. *Rev. Statist. appl.*, vol. XVIII, nº 4.

BENZECRI J. P. (1970). — L'analyse des données. *Fasc. multigraphié*. I.S.U.P., Paris.

BENZECRI J. P. (1973). — L'analyse des données. Dunod, Paris. I : La taxinomie, 615 p. II : L'analyse des correspondances, 619 p.

Source : MNHN, Paris

BIEGERT J. (1959). — Die Ballen, Leisten, Furchen und Nägel von Hand und Fuss der Halbaffen. *Z. Morph. Anthrop.*, 49, pp. 316-409.

BIEGERT J. (1964). — The evaluation of characteristics of the skull, hands and feet for Primate taxonomy. In *Classification and Human Evolution*. WASHBURN S. L., ed., Viking Press Publ. Anthrop., Wenner-Gren Fondation, New-York.

BISHOP A. (1964). — Use of the hand in lower Primates. In *Evolutionary and Genetic biology of Primates*. vol. II, BUETTNER-JANUSCH J. ed., Academic Press, New York and London.

BISHOP W. W. (1965). — The later tertiary in east Africa volcanica, sediments and faunal inventory. In *Background to evolution in Africa*, BISHOP W. W. and CLARK J. D. ed., Proc. of a symposium, Burg Wartenstein, Austria.

BLUNTSCHLI (1938). — *Biomorphosis*, I, pp. 127-149.

BOETTGER C. R. (1953). — Die Wirksamkeit der Strasse Von Mozambique als Faunenscheide. *Naturwissenschaften*, 40, nº 2, pp. 43-44.

BORGAONKAR D. S. (1967). — Chromosome numbers. Additions to the liste of chromosome numbers in the Insectivores and Primates. *J. Hered.*, 58, pp. 211-213.

BOURLIERE F., PETTER J. J. et PETTER-ROUSSEAUX A. (1956). — Variabilité de la température centrale chez les Lémuriens. *Mém. Inst. Scient. Madagascar*, série A, X, pp. 303-304.

BOURLIERE F., PETTER-ROUSSEAUX A. (1966). — Existence probable d'un rythme métabolique saisonnier chez les Cheirogaleinae (Lemuroïdea). *Folia primat.*, 4, pp. 249-256.

BRADSHAW et al. (1965). — *Lemur catta* amino acids in haemoglobins. *Archs. Biochem. Biophys.*, 109, pp. 571-578.

BRUNDIN L. (1966). — Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. *K. svenska Vetensk Akad. Handl.*, 4, 11, pp. 1-472.

BUETTNER-JANUSCH J. (1967). — Hemoglobin and primate evolution. In *Progress in Primatology*. STARCK D., SCHNEIDER R. et KUHN H. J. ed. G. FISHER, Stuttgart, pp. 357-361.

BUETTNER-JANUSCH J. and ANDREW K. J. (1962). — The use of the incisors by primates in grooming. *Am. J. Phys. Anthrop.*, new ser., vol. 20, nº 2, pp. 127-129.

BUETTNER-JANUSCH J. et BUETTNER-JANUSCH V. (1963). — *Galago crassicaudatus* haemoglobin structure ; doubtful validity of subspp. Haemoglobins of *Galago crassicaudatus*. *Nature, Lond.*, 197, pp. 1018-1019.

BUETTNER-JANUSCH J. et BUETTNER-JANUSCH V. (1964). — Hemoglobins of Primates. In *Evolutionary and Genetic biology of Primates* (II). BUETTNER-JANUSCH J. ed, Academic Press, New York and London, pp. 75-90.

BUETTNER-JANUSCH J., SWOMLEY B. A. et CHU E. H. Y. (1966). — Les nombres chromosomiques de certains Lémuriens de Madagascar et les problèmes de différenciation des espèces. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., 2, pp. 3-12.

BURCKHARDT (1901). — Das Gehirn zweier subfossiler Riesenlemuren aus Madagascar. *Anat. Anz. Iena*, t. XX, pp. 229-237.

CAMBOUE (1885). — Krakatoa et Madagascar. *Cosmos*, Tananarive I, p. 320.

CARLETON A. (1936). — The limb-bones and vertebrae of the extinct Lemurs of Madagascar. *Proc. zool. Soc., Lond.*, part. I, pp. 281-307.

CARLETON R. (1938). — On the osteology of certain extinct Lemurs of Madagascar. *Proc. zool. Soc., Lond.* série B, pp. 353-556.

CARTER J. T. (1922). — On the structure of the enamel in the Primates. *Proc. zool. Soc., Lond.*, Vol. 2, pp. 599-608.

CHARLES-DOMINIQUE (1970). — Evolution of Lorises and Lemurs. *Nature, Lond.*, vol. 227, No. 5255, pp. 257-260.

CHU E. H. Y. et BENDER M. A. (1961). — Chromosome cytology and evolution in Primates. *Science*, N.Y. 133, pp. 1399-1405.

CHU E.H.Y. and BENDER M. A. (1962). — Cytogenetics and evolution of Primates. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 102, pp. 253-266.

Source : MNHN, Paris

Chudzinsky Th. (1896). — Sur les plis cérébraux d'un Aye-aye (*Cheiromys*, *Myoipithecus* ou Singerat). *Bull. Soc. Anthrop.*, Paris, 7, pp. 12-20.

Cintract R. (1950). — Catalogue des échantillons types des collections de Paléontologie. Mammifères. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, supp. I, 58 p.

Clark J. D. (1961). — Sites yielding hominid remains in Bed I Olduvai gorge. *Nature, Lond.*, 189, p. 903.

Cole A. J. (1969). — Numerical Taxonomy. *Proc. of a colloquium*. Academic Press., London and New York.

Coupin (1927). — L'origine des Primates. *Revue scientifique (Revue rose)*. Paris, pp. 136-144.

Cordier B. (1969). — Analyse factorielle des correspondances — *Thèse 3e cycle, multigraphiée*. I.S.U.P., Paris.

Creer K. M. (1962). — Paleomagnetic data from South Africa. *J. Geomagn. and Geoelect.*, 13, pp. 154-165.

Creer K. M. (1965). — Paleomagnetic data from gondwanics continents. In *A symposium on continental drift*, Blackett, Bullard et Runcorn éd. *Phil Trans. R. Soc.*, Lond. (A), 258, pp. 27-40.

Cuenot L. (1932). — La genèse des espèces animales. Alcan, Paris.

Cummins H. et Midlo C. (1961). — Finger prints, palms and soles. Dover, New York. 319 p.

Dagnelie P. (1966). — A propos des différentes méthodes de classification numériques. *Rev. Statist. appl.*, vol. XIV, nº 3, pp. 55-75.

Davis D. D. (1955). — Primate evolution from the viewpoint of comparative anatomy. *Hum. Biol.*, 26, nº 3, pp. 211-219.

Delattre A. (1944). — Nouvelle méthode d'étude de l'anatomie comparée du squelette du crâne et de la face. *Bull. Soc. Anthr.* Paris, V, 9e sér.

Delattre A. (1950). — Sur quelques points d'anatomie en rapport avec la bascule de l'occipital. *Bull. Soc. Anthr.*, Paris, I, 10e sér., pp. 220-232.

Delattre A. et Fenart R. (1960). — L'hominisation du crâne étudiée par la méthode vestibulaire. *C.N.R.S.*, Paris, 418 p.

Delattre A. et Fenart R. (1963). — Étude des projections horizontales vertico-frontales du crâne au cours de l'hominisation. L'*Anthropologie*, Paris, t. 67, nº 1-2, pp. 85-114.

Donque G. (1965). — Le contexte océanique des anciennes irrigations. Vents et courant dans l'Océan Indien. *Annls. Univ. Madagascar-Taloha 1, Archéologie*. Tananarive pp. 43-59.

Duckworth W. L. H. (1915). — Morphology an Anthropology. 2e ed. Cambridge University Press.

Egozcue J., Ushijima R. N. et De Egozcue V. (1966). — The chromosomes of the slender loris (*Loris tardigradus*). M. C. N., 22, p. 204.

Egozcue J. (1966). — The chromosomes of the Angwantibo (*Arctocebus calabarensis*). M. C. N., 20, pp. 53-54.

Egozcue J. (1967). — Chromosome variability in the Lemuridae. *Am. J. phys. Anthrop.*, 26, pp. 341-348.

Egozcue J. (1971). — Possible case of centric fission in a Primate. *Experientia*, 27, pp. 969-970.

Exblom T. (1953). — Studien über subfossile Lemuren von Madagaskar. *Upsala Geolo. Inst. Bull.*, v. 34, pp. 123-188.

Elliot-Smith G. (1902). — On the morphology of the brain in the Mammalia with special reference to that of the Lemurs, recent and extinct. *Trans. Linn. Soc. Lond., Zoology*, 2e sér., 8, nº 10, pp. 319-432.

Elliot-Smith G. (1908). — On the form of the brain in the extinct Lemurs of Madagascar, with some remarks on the affinities of the Indrisinae. *Trans. Zool. Soc., Lond.*, 18, pp. 163-177.

Ellis R. A. et Montagna W. (1963). — The Sweat glands of the Lorisidae. In *Evolutionary and genetic biology of Primates*. (I). Buettner-Janusch J. ed., Academic Press, N. Y., Lond., pp. 179-195.

Fiedler W. (1956). — Übersicht über das system der Primates. In *Primatologia*, (I). Hofer H., Schultz A. H. et Starck D., ed., Karger, Bâle.

Filhol H. (1874). — Nouvelles observations sur les Mammifères ; gisements de phosphates de chaux (Lémuriens et Pachylémuriens). *Ann. Sc. Géol.* Paris, t. 5, nº 4, pp. 1-36.

Filhol H. (1895). — Observations concernant les Mammifères contemporains des *Aepyornis* à Madagascar. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, I, pp. 12-14.

Fisher R. A. (1936). — The use of multiple measurements in taxonomics problems. *Ann. Eugen.*, Lond., 7, pp. 179-188.

Flower W. H. et Lydekker R. (1891). — An introduction to the study of mammals, living and extinct. Edinburgh.

Source : MNHN, Paris

Flacourt E. de (1661). — Histoire de la Grande Isle Madagascar. Gervais-Clouzier, Paris, 471 p.

Fontoynont et Standing (1908). — Les gisements fossilifères d'Ampasambazimba. *Bull. Acad. Malg.* Tananarive, pp. 3-11.

Forbes H. O. (1894). — Handbook of the Primates, (I). Allen's Naturalists Library, London.

Forsyth-Major C. I. (1894). — On *Megaladapis madagascariensis*, an extinct gigantic Lemuroid from Ambolisatra. *Proc. R. Soc.*, Lond., pp. 176-179.

Forsyth Major C. I. (1897). — On the brain of two subfossil malagasy lemuroids. *Proc. R. Soc.*, Lond., t. LXII, pp. 46-50.

Forsyth Major C. I. (1899). — On subfossil Mammals from Madagascar. *Proc. Zool. Soc.* Lond., 19 Décembre 1899, pp. 988-989.

Forsyth Major C. I. (1900). — Extinct Mammalia from Madagascar. *Megaladapis insignis* sp. n. *Phil. Trans. R. Soc.*, Lond., vol. 193, pp. 47-50.

Forsyth Major C. I. (1901). — On some characters of the skul in the Lemurs and Monkeys. *Proc. zool. Soc.* Lond., pp. 129-153.

Friant M. (1935). — De l'interprétation des prémolaires chez les Primates. Paris, *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, pp. 340-342.

Friant M. (1948). — Classification générique des Lémuriens actuels, principalement basée sur l'ostéologie et la dentition. *Acta Anat.* Basel, N. Y., pp. 152-173.

Friant M. (1970). — Le cerveau des Lémuriens de Madagascar. *Acta neurol. belg.*, 70, pp. 439-470.

Furon R. (1949). — Notes sur la paléogéographie de Madagascar. *Mém. Inst. Sc. Madag.*, Tananarive, sér. D., t. I, pp. 69-80.

Furon R. (1970). — Origine et évolution de quelques éléments des faunes africaines. *C. R. Somm. Séanc. Soc. Biogéogr. Fr.*, 45-46, pp. 104-111.

Gazin C. L. (1958). — A review of the middle and upper Eocene Primates of North America. *Smithson. misc. Collns.*, 136, 1, pp. 1-112.

Genet-Varcin E. (1963). — Les singes actuels et fossiles. N. Boubée éd., Paris, 239 p.

Gerard P. (1932). — Études sur l'ovogenèse et l'ontogenèse chez les Lémuriens du genre *Galago*. *Archs. Biol. Belg.*, 43, pp. 93-151.

Gingerich P. D. (1971). — Cranium of *Plesiadapis*. *Nature, Lond.*, 232, p. 566.

Goodall D. W. (1953). — Objective methods for classification of vegetation. I. The positive interspecific correlation. *Aust. J. Bot.*, 1, pp. 39-63.

Goodman M. (1962). — Immunochemistry of the Primates and Primate Evolution. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 102, 2, pp. 219-234.

Goodman M. (1964). — The specificity of proteins and the process of Primate evolution. In *Protides of the biological fluids.*, Peters H. ed., Elsevier, Amsterdam, pp. 70-86.

Goodman M. (1966). — « Primate classification ». *Mc. Graw-Hill Year book science and technology*. Mc Graw-Hill ed., pp. 316-318.

Goodman M. (1967). — Primate phylogeny deciphered from macromolecular specificities. *Am. J. phys. Anthrop.*, 26, pp. 255-276.

Grandidier A. (1868) — Sur les découvertes géologiques faites récemment à Madagascar. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, t. 63, pp. 1165-1167.

Grandidier G. (1899). — Description d'ossements de Lémuriens disparus. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, pp. 272-276 et 344-349.

Grandidier G. (1900). — Animaux disparus d'Ambolisatra, *M. madagascariensis*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 190, p. 214-218.

Grandidier G. (1900). — Sur les Lémuriens fossiles de Madagascar. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 1900, pp. 1482-1485.

Grandidier. — Description de l'*Archaeolemur robustus*, nouvelle espèce de Lémurien subfossile de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, pp. 323-324.

Grandidier G. (1902). — Observations sur les Lémuriens disparus de Madagascar (collection Alluaud, Gaubert, Grandidier). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, pp. 497-505 et 587-592.

Source : MNHN, Paris

GRANDIDIER G. (1903). — A propos des récentes découvertes zoologiques faites à Madagascar. *Rev. de Madagascar, Paris*, pp. 193-207.

GRANDIDIER G. (1904). — Un nouveau Lémurien fossile de France, le *Pronycticebus gaudryi*. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, p. 9.

GRANDIDIER G. (1905). — Recherches sur les Lémuriens disparus. *Thèse*. Masson, Paris, 142 p. *Nouv. Arch. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 4, VII, pp. 1-42.

GRANDIDIER G. (1908). — Sur un nouveau Lémurien subfossile de Madagascar (*Palaeopropithecus maximus*). *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, pp. 659-661.

GRANDIDIER (1908). — Une variété de *Cheiromys madagascariensis* actuel et un nouveau *Cheiromys* subfossile. *Bull. Acad. malgache*, Tananarive, pp. 101-107.

GRANDIDIER G. et PETIT G. (1932). — Zoologie de Madagascar. *Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales*, Paris, 258 p.

GRASSE P. P. (1955). — Traité de zoologie. vol. 17, Mammifères. Masson, Paris.

GREGORY W. K. (1910). — The Orders of Mammals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, vol. XXVII, pp. 1-524.

GREGORY W. K. (1915). — On classification and phylogeny of the *Lemuroidea*. *Bull. geol. Soc. Am.*, 26, pp. 426-446.

GREGORY K. W. (1920). — On the structure and relation of *Notharctus*, an American eocene Primate. *Mem. Am. Mus. nat. Hist.*, new ser., vol. III, part II, pp. 49-243.

GREGORY K. W. (1922). — The Origin and Evolution of the Human dentition. Baltimore.

HALL-CRAGGS E. C. B. (1965). — *Perodicticus potto* osteometric study of hind limbs. An osteometric study of the limb of the *Galagidae*. *J. Anat.*, 99, pp. 119-125.

HAYATA I., SONTA S. I., ITOH M. et KONDO N. (1971). — Notes on karyotypes on some prosimians, *Lemur mongoz, Lemur catta, Nycticebus coucang* and *Galago crassicaudatus*. *Jap. J. Genet.*, 46, p. 61.

HAYMAN R. W. (1937). — A note on Galago senegalensis inustus Schwarz. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 20, pp. 149-151.

HENNIG W. (1957). — Systematik und Phylogenese. *Ber. Hundertjahrf. dt. ent. Ges.*, Berl., pp. 50-71.

HENNIG W. (1966). — Phylogenetic systematics. *Urbana*, University of Illinois Press.

HILL J. P. (1965). — On the placentation of *Tupaia*. *J. Zool. Res.* Lond., 146, pp. 278-304.

HILL W. C. OSMAN (1953). — Primates : comparative anatomy and taxonomy. I, Strepsirhini. *Edinburg Univ. Press*, 798 p.

HILL W. C. OSMAN et DAVIES D. V. (1957). — The heart and great vessels in the Strepsirhini. *Trans. R. Soc.* Edinb., 63, 1, pp. 115-127.

HOFER H. (1953). — Über Gehirn und Schädel von *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier (*Lemuroidea*), nebst Bemerkungen über einige aïrorhynche Saügerschädel und die Stirnhöhlenfrage. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, 157, fasc. 3-4, pp. 280-284.

HOFER H. (1956). — Das Fuchenbild der Hirnrinde von *Daubentonia madagascariensis* (GMELIN 1788) und seine morphologische Bedeutung. *Zool. Anz.*, 156, pp. 177-194.

HOFER H., SCHULTZ A. H. et STARK D. (1956 et suiv.) — *Primatologia* Handbuch der Primatenkunde. vol. 10. S. Karger, Bâle et New York, pp. 12-24.

HURLEY P. M. (1968). — The confirmation of continental drift. *Scient. Am.*, 218, 4, pp. 52-64.

JOLEAUD L. (1919). — Les migrations des Mammifères américains et africains à travers les temps néogènes. *Revue gén. Sci. pur. app., Paris*, t. XXX, nº 24, pp. 704-713.

JOLEAUD L. (1924). — Histoire biographique de Madagascar d'après des découvertes récentes. *Revue gén. Sci. pur. appl.*, t. XXXV, pp. 389-397.

JOLEAUD L. (1924). — Un curieux exemple d'un type de Mammifère à travers les temps géologiques : le petit *Aeluroictis* de Madagascar. *Bull. Soc. zool.* F., t. XLIX, pp. 10-19.

JOLLY C. J. (1970). — *Hadropithecus* : A lemuroid small-object feeder. *Man*, vol. 5, nº 4, pp. 619-626.

JOUFFROY F. K. et LESSERTISSEUR J. (1961). — La main des Lémuriens malgaches comparée à celle des autres Primates. *Mém. Inst. Scient. Madagascar*, Tananarive, sér. A, t. XIII, pp. 180-195.

JOUFFROY F. K. (1960). — Caractères adaptatifs dans les proportions des membres des Lémuriens. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, t. 251, pp. 2756-2757.

Source : MNHN, Paris

JULLY A. (1898). — Les tourbières d'Antsirabe et les animaux disparus de Madagascar. *Notes, Reconnaissances et Explorations*, Tananarive, pp. 1175-1183.

JULLY A. et STANDING H. F. (1904). — Le gisement fossilifère d'Ampasambazimba. *Bull. Acad. malgache* Tananarive, t. 3, pp. 87-94.

KARCHE J. P. et MAHÉ J. (1975). — Études géochimiques multivariables du volcanisme de la Montagne d'Ambre. *Rev. Géogr. phys. geol. dyn.*

KENDALL M. G. et STUART A. (1966). — The advanced theory of statistics. 3 vol. Griffin ed.

KLAAW C. J. VAN DER (1931). — The auditory bulla in some Fossil mammals with a general introduction to this region of the skull. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 353 p.

KLINGER H. P. (1963). — The somatic chromosomes of some Primates. *Cytogenetics*, 2, pp. 140-151.

KOLLMANN M. et PAPIN L. (1914). — Étude sur les Lémuriens : Le larynx et le pharynx. *Annls. Sci. nat., Zoologie*, vol. 19, pp. 227-318.

KOLLMANN M. (1919). — Sur la présence de l'os *planum* chez les Lémuriens. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nº 5, pp. 321-323.

KOLLMANN M. (1925). — Étude sur les Lémuriens : la fosse orbito-temporale et l'os *planum*. *Mém. Soc. linn. Normandie*, 20 p.

KOLLMANN M. et PAPIN L. (1925). — Étude sur les Lémuriens — anatomie comparée des fosses nasales et de leurs annexes. *Arch. Morph. gén. exp.*, vol. 22, pp. 1-61.

LAMBERTON C. (1919). — Compte Rendu des fouilles faites à Morarano près de Betafo (Lémuriens subfossiles). *Bull. Acad. Malgache*, Tananarive, pp. 1-2.

LAMBERTON C. (1929). — Sur les *Archaeoindris* de Madagascar. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, pp. 1572-1574.

LAMBERTON C. (1934). — Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Lémuriens et Ratites (*Archaeoindris fontoynonti*, *Chiromys robustus*, les *Megaladapis* ; Omoplates de Lémuriens. subfossiles de Madagascar). *Mém. Acad. Malgache*, Tananarive, t. 17, 168 p.

LAMBERTON C. (1936). — Sur un nouveau genre de Lémuriens malgaches : le *Prohapalemur* (*P. gallieni*). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, pp. 367-370.

LAMBERTON C. (1936). — Nouveaux Lémuriens fossiles du groupe des Propithèques et l'intérêt de leur découverte. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, pp. 370-373.

LAMBERTON C. (1936). — Fouilles paléontologiques faites en 1936. *Bull. Acad. Malgache*, Tananarive, t. 17, pp. 1-19.

LAMBERTON C. (1936). — Présentation d'un montage d'*Archaeolemur majori* et vue d'ensemble du groupe des Lémuriens fossiles malgaches. *Bull. Acad. Malgache*, Tananarive, pp. 20-22.

LAMBERTON C. (1938). — Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Note II. Dentition de lait de quelques Lémuriens subfossiles malgaches. *Mammalia*, t. 2, pp. 57-80.

LAMBERTON C. (1937). — Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Note III. Les Hadropithèques. *Bull. Acad. Malgache*, Tananarive, t. XX, pp. 127-217.

LAMBERTON C. (1939). — Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Note IV : Nouveaux Lémuriens fossiles du groupe des Propithèques. Note V : Petits Lémuriens subfossiles. *Mém. Acad. Malgache*, Tananarive, t. XXVII, pp. 1-155.

LAMBERTON C. (1939). — Une dernière prémolaire anormale chez les *Megaladapis grandidieri*. *Mammalia*, pp. 53-54.

LAMBERTON C. (1941). — Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Oreille osseuse des Lémuriens. *Mém. Acad. Malgache*, Tananarive, fasc. XXXV, pp. 1-134.

LAMBERTON C. (1944-1945). — Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Note XVI : *Bradytherium* ou Palaeopropithèque. *Bull. Acad. Malgache*, Tananarive, nouv. sér., t. XXVI, pp. 89-140.

LAMBERTON C. (1944-1945). — Quelques traits de l'évolution de la circulation endo et exocrânienne chez les Primates. *Bull. Acad. Malgache*, Tananarive, nouv. sér., t. XXVI, pp. 141-142.

LAMBERTON C. (1946). — Note XVII : Les Pachylémurs. *Mém. Acad. Malgache*, Tananarive, n. s., t. XXVI, pp. 7-22, 4 pl.

LAMBERTON C. (1946). — Contribution à la connaissance de la faune subfossile de Madagascar. Lémuriens et Ratites. Note XVIII : Premier métacarpien de *Megaladapis edwarsi*. Note XIX : Métacarpe de *Mega-*

Source : MNHN, Paris

ladapis edwarsi. Note XX : Membre postérieur des Néopropithèques et des Mésopropithèques. Note XXI : L'angle de divergence fémorale chez les Lémuriens fossiles. *Bull. Acad. Malgache*, Tananarive, nouv. sér., t. XXVII, pp. 1-42.

Lamberton C. (1949-1950). — L'hypophyse et le gigantisme chez certains Lémuriens fossiles de Madagascar. *Bull. Acad. Malgache*, Tananarive, 1952, t. XXIX, pp. 26-42.

Lamberton C. (1956). — Examen de quelques hypothèses de Sera concernant les Lémuriens fossiles et actuels. *Bull. Acad. Malgache*, Tananarive, paru en 1957, nouv. sér., t. XXXIV, pp. 51-65.

Lamotte M. (1962). — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson, Paris, 144 p.

Leakey L. B. S. (1965). — *Galago senegalensis*. Pleistocene, Olduvai Gorge, Tanzania, skeletal and jaw fragments. Olduvai Gorge 1951-61. Vol. I, Cambridge University Press, 118 p.

Lebart L. et Fenelon J. P. (1971). — Statistique et informatique appliquées. Dunod, Paris, 426 p.

Le Gros Clark W. E. (1934). — On the skull of *Pronycticebus Gaudryi*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, pp. 19-27.

Le Gros Clark W. E. (1936). — The problem of the claw in Primates. *Proc. zool. Soc. Lond.*, pp. 1-24.

Le Gros Clark W. E. (1955). — The quantitative assessment of taxonomic relationships in Primate Paleontology. In *The Fossil Evidence of Human Evolution*. University of Chicago Press, pp. 8 5-91.

Le Gros Clark W. E. (1956). — A Miocene lemuroids skull from East Africa. *Fossils Mammals of Africa*, nº 9 — Trutees of the British Museum.

Le Gros Clark W. E. (1962). — The antecedents of man. An introduction to the evolution of the Primates, 2nd ed. University Press, Edinburg, 374 p.

Le Gros Clark W. E. et Thomas D. P. (1952). — The miocene Lemuroids of East africa. *Brit. Mus., Fossil Mammals afr.*, nº 5, 20 p.

Le Pichon X. et Heirtzler J. R. (1968). — Magnetic anomalies in the Indian Ocean and sea-floor spreading. *J. Geophys. Res.*, vol. 73, nº 6, pp. 2101-2117.

Lewis G. E. (1933). — Preliminary notice of a new genus of lemuroid from the Siwaliks. *Am. J. Sci.*, vol. 26. pp. 134-138.

Linnaeus C. (1758). — *Systema naturae*. 10e éd. Holmiae.

Lorenz von Liburnau L. R. (1900). — Über einige Reste ausgestorbener Primaten von Madagascar. *Anz. Akad. Wiss. Wien.*, t. 70, pp. 1-15.

Lorenz von Liburnau L. R. (1901). — Über *Hadropithecus Stenognathus* (Madagascar). *Denkschr. K. Akad. Wiss., Wien*, t. 77, pp. 1-12.

Lorenz von Liburnau L. R. (1901). — Über einige Reste ausgestorbener Primaten von Madagascar. *Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien.*, t. 70, pp. 1-10.

Lorenz von Liburnau L. R. (1905). — *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier. *Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien.*, t. 77, pp. 451-490.

Lorenz von Liburnau L. (1908). — Vorlage des rekonstruierten Skeletten eines fossilen Riesenhalbaffen aus Madagaskar (Megaladapis). *Ver. zool. bot. Ges.* Wien, t. 58, pp. 34-35.

Lydekker R. (1889) — Catalogue. British Museum, part. III, vol. 8, XVII, 239 p.

Mahé J. (1965). — Les subfossiles malgaches. *Rev. de Madagascar*, Tananarive. nouv. sér. nº 29, pp. 51-58.

Mahé J. (1967). — Conséquence biologique de l'orientation vestibulaire du crâne de *Palaeopropithecus*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 2, t. 40, pp. 634-639.

Mahé J. (1972). — The Malagasy subfossils. in *Biogeography and Ecology in Madagascar*. Battistini R. and Richard-Vindart ed., Junk W., The Hague, pp. 339-365.

Mahé J. et Soundat M. (1972). — Sur l'extinction des Vertébrés subfossiles et l'aridification du climat dans le Sud-Ouest de Madagascar. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, 7, XIV, pp. 295, 309.

Martin P. S. (1966). — Africa and pleistocène overkill. *Nature, Lond.*, vol. 212, nº 5060, pp. 339-342.

Martin R. D. et Charles-Dominique (1970) — Evolution of Lorises and Lemurs. *Nature, Lond.*, vol. 227, nº 5255, pp. 257-260.

Matthey R. (1964). — Évolution chromosomique et spéciation chez les *Mus* du sous-genre *Leggada* Gray 1837. *Experienta*, t. 20, nº 657, pp. 1-9.

Matthew W. D. (1918). — Affinities and origin of the Antilean mammals. *Bull. geol. Soc. Am.*, t. 29, pp. 657-666.

Matthew W. D. (1939). — Climate and Évolution. 2nd ed. *New York Acad. Sci.*, 236 p.

Source : MNHN, Paris

MAYR E., LINSLEY E. G. et USINGER R. (1953). — Methods and Principes of systematic zoology. Mc Graw-Hill, 336 p.

MC. KENNA M. C. (1963). — Evidence against Tupaioid affinities based on structure of tympanic auditory bulla and claws and on dentition of *Anagale*. *Am. Mus. Novit.*, n° 2158, pp. 1-16.

MILLER G. S. (1937). — A note on the foot of *Nothartcus*. *J. of Mammal.*, n° 4, p. 515.

MILLOT J. (1952). — La faune malgache et le mythe gondwanien. *Mém. I.R.S.M.*, Tananarive, sér. A, t. VII, fasc. 1, pp. 1-36.

MILNE-EDWARDS A. et GRANDIDIER G. (1875). — Histoire Naturelle des Mammifères. Ordre des Lémuriens, Famille des Indrisinés, t. I. In *Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar*. GRANDIDIER G. éd., Masson, Paris.

MIVART G. (1864). — Notes on the crania and dentition of the *Lemuridea*. *Proc. zool. Soc., Lond.*, pp. 611-648.

MIVART G. (1873). — On *Lepilemur* and *Cheirogaleus*. *Proc. Zool. Soc., Lond.*, pp. 484-510.

MONTAGNA W. (1962). — The skin of lemurs. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 102, pp. 190-209.

MONTAGNA W. et ELLIS R. A. (1963). — New approaches to the study of the skin of the Primates. In *Evolutionary and genetic biology of Primates*., (I), BUETTNER-JANUSCH J. ed., Acad. Press, New York, London, pp. 179-195.

MORTON D. J. (1926). — Evolution of man's erect posture. *J. Morph. Physiol.*, t. 43, p. 147-182.

MURIE J. et MIVART G. (1872). — On the anatomy of the *Lemuroidea*. *Trans. Zool. Soc., Lond.*, vol. 7, pp. 1-113.

NAPIER J. R. et NAPIER P. H. (1967). — A handbook of living Primates. Acad. Press, London, New York, 456 p.

NAPIER J. R. et WALKER A. C. (1967). — Vertical clinging and leaping, a newly recognised category of locomotor behaviour among Primates. *Folia primat.*, t. 6, pp. 180-203.

NAYAK U. V. (1933). — A comparative study of the *Lorisinae* and *Galaginae*. *Ph. D. Thesis*, Lond. Univ., 265 p.

NUTE P. E. et BUETTNER-JANUSCH J. (1969). — Genetics of polymorphic transferrine in the genus *Lemur*. *Folia primat.*, t. 10, pp. 181-194.

OWEN R. (1866). — On the Aye-aye. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, vol. 68.

PARIENTE G. (1970). — Rétinographies comparées des Lémuriens malgaches. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, t. 270, série D, pp. 1404-1407.

PETIT G. (1933). — Remarques suggérées par la découverte d'un crâne de Chat dans les dépôts subfossiles de Madagascar. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, pp. 1349-1351.

PETTER J. J. (1960). — Remarques sur la systématique du genre *Lepilemur Mammalia*, t. XXIV, 1, pp. 76-86.

PETTER J. J. (1962). — Ecological and behavioral studies of Madagascar Lemurs in the field. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, t. 102, pp. 267-281.

PETTER J. J. (1962). — Recherches sur l'écologie et l'éthnologie des Lémuriens malgaches. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. A, t. XXVII, fasc. 1, 146 p.

PETTER J. J. (1963). — Apports de l'écologie et de l'étude du comportement à la systématique des Lémuriens malgaches. Wenner-Gren.

PETTER J. J. (1965). — Ecology and taxonomy ; *Cheirogaleinae* should be raised to familial rank. In. *I. Primate behaviour*. Field studies of monkeys and apes, DEVORE ed., Holt, Rinehart & Winston, New York, pp. 292-319.

PETTER-ROUSSEAUX A. (1962). — Recherches sur la biologie de la reproduction des Primates inférieurs. *Mammalia*, t. 26, suppl. 1, 88 p.

PETTER-ROUSSEAUX A. (1964). — Reproductive physiology an behaviour of the Lémuroides. in *Evolutionary and genetic biology of Primates*. J. BUETTNER-JANUSCH J. ed., Acad. Press., New-York, vol. 2, pp. 91-132.

PETTER-ROUSSEAUX A. et PETTER J. J. (1967). — Contribution à la systématique des *Cheirogaleinae* (Lémuriens malgaches) *Allocebus* gen. nov. pour *Cheirogaleus trichotis* Gunter 1875. *Mammalia*, t. 51, pp. 574-582.

PETTER J. J. et PEYRIERAS A. (1970). — Observations éco-éthologiques sur les Lémuriens malgaches du genre *Hapalemur*. *Terre Vie*, pp. 256-282.

PIVETEAU J. (1940). — La distribution des Vertébrés permo-triasiques et la notion de continent de Gondwana. *C. R. somm. Séanc. Soc. biogéogr.*, n° 142, pp. 13-14.

Source : MNHN, Paris

PIVETEAU J. (1948). — Recherches anatomiques sur les Lémuriens disparus. Le genre *Archaeolemur*. *Annls. Paléont.*, 34 : 125-172.

PIVETEAU J. (1950). — Recherches sur l'encéphale des Lémuriens disparus. *Annls. Paléont.*, t. 36, pp. 86-103.

PIVETEAU J. (1956). — L'encéphale de l'*Hadropithecus* Lémurien subfossile de Madagascar. *Annls. Paléont.*, t. 42, pp. 139-150.

PIVETEAU J. (1957). — Traité de Paléontologie, vol. 7, Primates. Masson, Paris, 675 p.

PIVETEAU J. (1959). — Recherches sur l'encéphale des Primates. *Annls. Paléont.*, t. 44, pp. 251-265.

POCOCK R. I. (1918). — On the external characters of the Lemurs and of Tarsius. *Proc. zool. Soc., Lond.*, Vol. 1, pp. 19-53.

RADINSKY L. B. (1970). — The fossil evidence of prosimian brain evolution. In *The Primate Brain*. NOBACK R. et MONTAGNA W. ed., Meredith Corporation, New York, pp. 209-224.

RAKOTOSAMIMANANA B. et RUMPLER Y. (1970). — Étude des dermatoglyphes et des coussinets palmaires et plantaires de quelques Lémuriens malgaches. *Bull. Ass. Anat., Paris*, n° 148, pp. 493-510.

RAMADAN A. R. et HAMOUDA I. (1969). — Sur l'hydrologie du Liban. *fasc. multigraphié*. I.S.U.P., Paris, 3 p.

RODE P. (1939). — Catalogue des types de Mammifères du Museum national d'Histoire naturelle. Ordre des Primates. B. Sous-ordre des Lémuriens. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, pp. 434-449.

ROUX M. (1968). — Un algorithme pour construire une hierarchie. *Thèse 3e cycle*. I.S.U.P., Paris.

RUFFIE J. (1967). — Paléontologie biochimique et l'évolution des Primates supérieurs. In *Evolution des Vertébrés* — LEHMAN J. P. ed., CNRS, Paris, pp. 637-648.

RUMPLER Y. (1970). — Étude cytogénétique du *Lemur catta*. *Cytogenetics*, 9, pp. 239-244.

RUMPLER Y. et ALBIGNAC R. (1969). — Étude cytogénétique de quelques hybrides intraspécifiques et interspécifiques de Lémuriens. *Annls. Sci. Univ. Besançon*, 3e sér. fasc. 6, pp. 15-17.

RUMPLER Y. et ALBIGNAC R. (1969). — Étude cytogénétique de deux Lémuriens *Lemur macaco macaco* LINNÉ 1766, et *Lemur fulvus rufus*, AUDEBERT 1800 et d'un hybride *macaco macaco fulvus rufus*. *C. R. Séanc. Soc. Biol.*, t. 163, n° 8-9, pp. 1989-1992.

RUMPLER Y. et ALBIGNAC R. (1969). — Étude cytogénétique de quelques hybrides intraspécifiques et interspécifiques de Lémuriens. *Cong. Ass. franç. Avanç. Sci. Besançon, Annls Sci. Univ. Besançon*, série 3, fasc. 6, pp. 15-17.

RUMPLER Y. et ALBIGNAC R. (1970). — Évolution chromosomique des Lémuriens malgaches. *Annls Univ. Madagascar, série Médecine et Biologie*, Tananarive, n° 12-13, pp. 123-134.

RUMPLER Y. et ALBIGNAC R. (1972). — Cytogenetic study of the endemic malagasy Lemurs subfamily *Cheirogaleinae* GREGORY, 1915, *4. International congress of Primatology*. Beaverton.

RUMPLER Y. et ANDRIAMIANDRA A. (1969). — Les glandes brachiales et antébrachiales du *Lemur catta*. *Annls. Univ. Madagascar, série Médecine et Biologie*, Tananarive, pp. 57-66.

RUSSEL D. E. (1959). — Le crâne de *Plesiadapis*. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, p. 312.

RUSSEL D. E. (1967). — Le paléocène continental d'Amérique du Nord. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nouv. sér., t. XVI, fasc. 2, pp. 39-99.

RUSSEL D. E., LOUIS P. & SAVAGE D. E. (1967). — *Cantius* recognised as notharctid. Primates of the French early Eocene. *Univ. Calif. Publs. geol. Sci.*, t. 73, pp. 1-46.

SABAN R. (1956). — Les affinités du genre *Tupaia* Raffles 1921 d'après les caractères morphologiques de la tête osseuse. *Annls. Paléont.*, Paris, t. 42, pp. 169-224.

SABAN R. (1956). — L'os temporal et ses rapports chez les Lémuriens subfossiles de Madagascar. I. Type à molaires quadrituberculées formes archaïques. *Mém. I.R.S.M.*, Tananarive, sér. A, t. 10, pp. 251-297.

SABAN R. (1963). — Contribution à l'étude de l'os temporal des Primates. *Mem. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, t. 29, 378 p.

SANDERSON I. T. (1950). — The mammals of the North Cameroon forest area. *Trans. zool. Soc., Lond.*, t. 24, pp. 623-625.

SCHUCHERT C. (1932). — Gondwana land bridges. *Bull. Geol. Soc. am.* t. XLIII, pp. 875-916.

SCHWARZ E. (1931). — A revision of the genera and specia of Madagascar *Lemuridae*. *Proc. zool. Soc., Lond.*, pp. 399-428.

Source : MNHN, Paris

SERA G. L. (1935). — I caratteri morfologice di « *Palaeopropithecus* » et l'adattamento acquatico Primitivo dei mammiferi e dei Primati in particolare. *Archo. ital. Anat. Embriol.*, pp. 75-117.

SERA G. L. (1938). — Alcuni caratteri scheletrici di importanza ecologica filetica nei Lemuri fossili ed attuali. Studi sulla paleobiologia e sulla filogenesi dei primati. *Palaeontogr. ital.*, vol. XXXVIII, pp. 1-112.

SERA G. L. (1950). — Ulteriori osservazioni sui Lemuri fossili ed attali. *Paleontogr. ital.*, vol. XLVII, pp. 1-99.

SIMONS E. L. (1962). — A new Eocene Primate genus, *Cantius*, and revision of some allied European Lemuroids. *Bull. Br. Mus. nat. Hist., Geology*, pp. 1-36.

SIMONS E. L. (1963). — A critical reappraisal of tertiary primates. In *Evolutionary and genetic biology of Primates* (I). BUETTNER-JANUSCH J. ed., Academic Press, New York, London, pp. 65-219.

SIMPSON G. G. (1929). — Paleocene and Lower Eocene Mammals of Europe. *Am. Mus. Novit.*, nº 330, pp. 1-11.

SIMPSON G. G. (1935). — The Tiffany Fauna, Upper Paleocene II. Structure and Relationships of *Plesiadapis*. *Am. Mus. Novit.*, nº 816, pp. 1-30.

SIMPSON G. G. (1940). — Mammals and land bridges. *J. Wash. Acad. Sci.*, vol. 30, pp. 137-163.

SIMPSON G. G. (1943). — Mammals and the nature of continents. *Am. J. Sci.*, vol. 241, pp. 1-31.

SIMPSON G. G. (1945). — The Principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, vol. LXXXV, pp. 1-350.

SIMPSON G. G. (1967). — The tertiary lorisiform Primates of Africa. *Bull. Mus. comp. zool. Harv.*, vol. 136, nº 3, pp. 39-62.

SIMPSON G. G. (1969). — Géographie de l'Évolution. Masson, Paris, 200 p.

SNEATH P. H. A. (1957). — The application of computer to taxonomy. *J. gen. Microbiol.*, t. 17, pp. 201-226.

SOKAL R. R. et MICHENER C. D. (1958). — A statistical method for evaluating systematic relationships. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, t. 38, pp. 1409-1438.

SOKAL R. R. et SNEATH P. H. A. (1963). — Principles of Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco, 359 p.

SØRENSEN T. (1948). — A method of establishing groups of equal amplitud in plant sociology based on similarity of species content. *K. Danske. Vidensk. Selsk. Biol. Skr.*, t. 5, pp. 1-35.

STANDING H. F. (1903). — Rapport sur des ossements subfossiles provenant d'Ampasambazimba. *Bull. Trimest. Acad. Malgache*, Tananarive, t. II, pp. 227-235.

STANDING H. F. (1904). — Rapport sur des ossements subfossiles provenant d'Ampasambazimba. *Bull. Trimest. Acad. Malg.*, Tananarive, t. III, pp. 305-310.

STANDING H. F. (1908). — On recently discovered subfossil Primates from Madagascar. *Trans. zool. Soc., Lond.*, vol. XVIII, pp. 59-162.

STEHLING H. G. (1912 et 1916). — Die Säugetiere des Schweizerischen Zocaens, *Abh. Schweiz. palaeont. Ges.*, vol. XXXVIII, pp. 1165-1298, et vol. XLI, pp. 1299-1552.

STEPHAN H. et BAUCHOT R. (1965). — Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei den Halbaffen (*Prosimii*). *Acta Zool. Stockh.* t. 76, pp. 209-231.

STEPHAN H., BAUCHOT R. et ANDY D. J. (1970). — Data on size of the brain and of various brain parts in Insectivores and Primates. In *The Primate Brain — Advances in Primatology*. vol. 1. NOBACK C. R., MONTAGNA W. ed., Meredith corporation, pp. 289-297.

SUCKLING J. A., SUCKLING E. E. et WALKER A. (1969). — Suggested function of the vascular bundles in the limbs of *Perodicticus potto*. *Nature, Lond.*, vol. 221, nº 5178, pp. 379-380.

SZALAY F. S. (1971). — Cranium of the late Palaeodene primate *Plesiadapis tricuspidens*. *Nature, Lond.*, vol. 230, pp. 324-325.

TATTERSALL I. (1968). — A mandibule of *Indraloris* (Primates, *Lorisidae*) from the Miocene of India. *Postilla*, Yale Univ., nº 123, pp. 1-10.

TEILHARD DE CHARDIN P. (1922). — Mammifères de l'Eocene inférieur français. *Annls. Paléont.*, t. XI, pp. 9-116.

THENIUS E. (1953). — Zur Gehirnanalyse von *Megaladapis edwardsi*. *Zool. Anz.*, t. 150, nº 11-12, pp. 251-260.

VALLOIS H. (1955). — Ordre des Primates. In *Traité de Zoologie*, GRASSÉ P. P. ed., t. 17, fasc. 2, pp. 1854-2206.

VAN COUVERING J. A. et MILLA J. A. (1969). — Miocene Stratigraphy and Age Determinations Rusinga Island, Kenya. *Nature, Lond.*, vol. 221, nº 5181, pp. 628-632.

VAN KAMPEN P. N. (1924). — Die Tympanalgegend des Säugethierschädels. *Morph Jb.*, t. 34, pp. 321-722.

VAN VALEN L. (1965). — Treeshrews, Primates and fossils. *Evolution*, vol. 19, nº 2, pp. 137-151.

Source : MNHN, Paris

VAN VALEN L. (1969). — A classification of the Primates. *Am. J. Phys. Anthrop.*, new ser., vol. 30, nº 2.

VINCENT F. (1969). — Contribution à l'étude des Prosimiens africains ; le Galago de Demidoff (biologie, anatomie, physiologie et comportement). Copedith, Paris, 1 et 2, 460 p.

WALKER A. C. (1967). — Locomotor adaptation in recent and fossil madagascan Lemurs. *Ph. D. thesis*, London.

WALKER A. C. (1967). — Patterns of extinction among the subfossil Madagascan Lemuroïds. in *Pleistocene Extinctions. The search for a cause.* MARTIN P. S. et WRIGHT H. E. ed., Yale Univ. Press, pp. 425-432.

WALKER A. C. (1969). — True Affinities of *Propotto leakeyi* SIMPSON 1967. *Nature, Lond.*, vol. 223, nº 5206, pp. 647-648.

WALKER A. C. (1970). — Nuchal adaptations in *Perodicticus potto*. *Primates* t. 11, pp. 135-144.

WALKER A. C. (1970). — Post-crânial remains of the miocene *Lorisidae* of East Africa. *J. phys. Anthrop.*, new. ser., vol. 33, nº 2.

WEGENER (1937). — La genèse des continents et des océans. Paris, 236 p.

WILLIS B. (1932). — Isthmian links. *Bull. geol. Soc. Am.*, t. XLIII, pp. 917-952.

WOOD-JONES (1917). — The structure of the orbito temporal region of the skull of *Lemur*. *Proc. zool. Soc.*, Lond., pp. 323-329.

ZAPPE H. (1963). — Lebensbild von *Megaladapis edwardsi* Grandidier, Ein Rekonstruktionsversuch. *Folia primat.*, t. 1, pp. 178-187.

ZUCKERKANDL E. (1899). — Zur Anatomie von *Chiromys madagascariensis*. *Denkschr. öst. Akad. Wiss.*, t. 68, pp. 89-200.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 — Codes des collections étudiées 19
Tableau 2 — Codes des variables 21
Tableau 3 / 1 à 7 — Lémuriens — échantillon 25-31
Tableau 4 — Comparaison de 3 classifications des Primates inférieurs 65
Tableau 5 — Caractères distinctifs des deux principaux groupes de Lémuriens récents 69
Tableau 6 — Répartition des genres de Strepsirhini 70
Tableau 7 — Répartition des analyses et classification suivant les groupements taxonomiques et les variables choisis 71
Tableau 8 — Principaux caractères distinctifs des deux familles de LORISIFORMES 73
Tableau 9 — Lorisidés : Principaux caractères génériques 74
Tableau 10 — Lorisidés — Angles de la région orbito-palatine 93
Tableau 11 — Lorisidés — Indices des membres 95
Tableau 12 — Lorisidés — Indices d'encéphalisation 96
Tableau 13 — Galagidés : Principaux caractères génériques 102
Tableau 14 — Galagidés — Indices des membres 116
Tableau 15 — Galagidés — Indice d'encéphalisation 121
Tableau 16 — Galagidés — Classification 124
Tableau 17 — LORISIFORMES fossiles 158
Tableau 18 — Synthèse stratigraphique de l'île Rusinga 162
Tableau 19 — LÉMURIFORMES — Distribution des familles 170
Tableau 20 — LÉMURIFORMES actuels : Caractères crâniens des familles 107
Tableau 21 — Lémuridés — Caractères distinctifs des deux sous-familles 171
Tableau 22 — Lémurinés — Caractères distinctifs des genres 171
Tableau 23 — Lémurs — Clé de détermination basée sur les sinus 189
Tableau 24 — Lémurs — Indices des membres 197
Tableau 25 — Lémuridés : Caractères distinctif des genres 211
Tableau 26 — Indridés et Daubentoniidés actuels, LÉMURIFORMES subfossiles et fossiles : classification 267
Tableau 27 — Indridés : Indice des membres et de la main. Comparaison avec les Lémuridés, Galagidés et Tarsiidés 289
Tableau 28 — Indrinés subfossiles — regroupement des genres et des espèces 323
Tableau 29 — *Palaeopropithecus* : Indice intermembral 346
Tableau 30 — *Daubentonia* : position taxonomique du genre. 403
Tableau 31 — Adapidés s.l. : répartition stratigraphique des genres 420
Tableau 32 — LÉMURIFORMES : Répartition des genres analysés. 448
Tableau 33 — Lémuriens : Répartition des genres analysés 460
Tableau 34 — Lémuriens : Répartition stratigraphique des familles 486

Source : MNHN, Paris

LISTE DES FIGURES

FIG. 1 — Schéma de repérage des grandeurs mesurées 6
FIG. 2 — Variation de la valeur C, rapport du cubage plomb-sable 15
FIG. 3 — Observation : Représentation graphique 34
FIG. 4 — Variable : Représentation graphique 35
FIG. 5 — Répartition d'un nuage de points en deux sous-ensembles circonscrits par des ellipses d'inertie dans un espace à deux dimensions 38
FIG. 6 — Répartition d'un nuage de points en trois sous-ensembles circonscrits par des ellipsoïdes d'inertie dans un espace à trois dimensions 39
FIG. 7 — Axes factoriels dans un espace à deux dimensions 40
FIG. 8 — Projection de la distance $d(O_I, O_I')$ sur un axe F 43
FIG. 9 — Echelle des axes d'un diagramme factoriel 49
FIG. 10 — Agrégation par l'ultramétrique inférieure (exemple 1) 54
FIG. 11 — Agrégation par l'ultramétrique inférieure (exemple 2) 55
FIG. 12 — Agrégation par l'ultramétrique supérieure 56
FIG. 13 — Agrégation par la variance 57
FIG. 14 — Dendrogramme pour 6 observations 58
FIG. 15 — Relations phylogénétiques 60
FIG. 16/1 et 2 — Lémuriens — Peigne dentaire 67-68
FIG. 17 — Lorisidés — Diagrammes simplifiés — analyse factorielle et classification automatique ... 86
FIG. 18 — Lorisidés — Encéphale 97
FIG. 19 — Lorisidés — Chronodendrogramme phylogénétique d'après les deux principales tendances évolutives du crâne 102
FIG. 20 — Galagidés — Analyse factorielle — Projection simplifiée des nuages de points-observations dans le plan II-III 109
FIG. 21 — Galagidés — Classification automatique par la variance — Diagramme simplifié 33 variables 115
FIG. 22 — Lémuriens — os du tarse 117
FIG. 23 — Galagidés — Encéphale .....
FIG. 24 — Galagidés — Analyse factorielle — Stéréogramme simplifié 125
FIG. 25 — Galagidés — Chronodendrogramme d'après le plan I de l'analyse factorielle crâniologique.. 134
FIG. 26 — LORISIFORMES — Classification automatique — Dendrogramme simplifié — 8 variables orbitaires 139
FIG. 27 — LORISIFORMES — Analyse factorielle — Diagramme simplifié — 15 variables du neurocrâne 143
FIG. 28 — LORISIFORMES — Classification automatique par la variance — Dendrogramme simplifié — 15 variables du neurocrâne 146
FIG. 29 — LORISIFORMES — Analyse factorielle des correspondances — Diagramme simplifié à même échelle pour les 2 axes 149
FIG. 30 — LORISIFORMES — Classification automatique par la variance — Dendrogramme simplifié — 33 variables 153

Source : MNHN, Paris

Fig. 31 — LORISIFORMES — dents jugales 155
Fig. 32 — LORISIFORMES — Empreintes palmaires et plantaires de *Perodicticus* et *Galago* 157
Fig. 33 — *Indraloris lulli* — molaires inférieures gauches 159
Fig. 34 — LORISIFORMES — Localisation des sites fossilifères du Tertiaire de l'Afrique de l'Est .. 161
Fig. 35 — LORISIFORMSE — Relations phylétiques 169
Fig. 36 — Lémurs — Classification automatique par la variance — Diagramme simplifié — 8 variables orbitaires 175
Fig. 37 — Lémurs — Classification par la variance — Dendrogramme simplifié — 80 observations .. 182
Fig. 38 — Principaux mécanismes modifiant la morphologie des chromosomes 202
Fig. 39 — Lémurs actuels et Hapalémurs — Phyllogénie basée sur les caryotypes 205
Fig. 40 — Lémurs — Esquisse phylogénétique 209
Fig. 41 — Lémuridés — Analyse factorielle des correspondances — Diagramme simplifié — 33 variables 214
Fig. 42 — *Lepilemur* — Classification automatique par la variance — Dendrogramme simplifié 33 variables 223
Fig. 43 — Lémuriens — Région de la bulle auditive en *norma basalis* 226
Fig. 44 — Primates — Relations entre la bulle auditive et le tympanal ..... 230 bis
Fig. 45 — Lémuriens — Circulation carotidienne au niveau de la bulle auditive 233
Fig. 46/1 et 2 — Lémuriens — Constitution de la paroi interne de l'orbite 237
Fig. 47 — Lémuriens — Coupe sagittale du massif facial 253
Fig. 48 — Cheirogaleidés — esquisse phylogénétique 256
Fig. 49 — Lémurinés — soles palmaires et plantaires 151
Fig. 50 — *Hapalemur simus* — Arcade maxillaire 265
Fig. 51 — Lémuridés — Schéma phylogénétique 266
Fig. 52 — Lémuridés — Schéma phylogénétique basé sur l'analyse factorielle (33 variables 276
Fig. 53 — Indridés et Daubentoniidés actuels — LÉMURIFORMES subfossiles et fossiles 277
Fig. 54 — Indridés et Daubentoniidés actuels, LÉMURIFORMES subfossiles et actuels — Classification automatique par la variance — Dendrogramme simplifié 282
Fig. 55 — Indridés — Articulation temporo-mandibulaire Comparaison entre *Indri et Varecia* 290
Fig. 56 — LÉMURIFORMES — Os du carpe — vue dorsale 292
Fig. 57 — *Propithecus diadema* — Os du pied 293
Fig. 58 — Indrinés : Soles palmaires et plantaires 296
Fig. 59 — Indridés — Hémisphère cérébral gauche — Faces externe et interne 298
Fig. 60 — Lémuriens — Indices d'encéphalisation 317
Fig. 61 — Indridés — Arcade zygomatique — vue latérale du côté droit 322
Fig. 62 — *Mesopropithecus* : profil sagittal en fonction des espèces et de l'âge 327
Fig. 63 — *Palaeopropithecus* : orientation vestibulaire du crâne 329
Fig. 64 — *Palaeopropithecus maximus* — tympanal gauche 333
Fig. 65 — *Palaeopropithecus* — Nassux 338
Fig. 66 — *Palaeopropithecus* : vue latérale gauche du moulage endocrânien 349
Fig. 67 — Lémuriens — Séparation des formes diurnes et nocturnes d'après le diamètre relatif des orbites 351
Fig. 68 — Indridés — arbre phylétique 360
Fig. 69 — *Archaeolemur* — Orientation vestibulaire du crâne 360
Fig. 70 — *Archaeolemur majori* — encéphale — vue latérale droite 377
Fig. 71 — Archaeolemuridés : position phylogénique parmi les LÉMURIFORMES 390
Fig. 72 — *Megaladapis* : Orientation vestibulaire du crâne — adulte et jeune 391
Fig. 73 — *Megaladapis* : Orientation vestibulaire — comparaison avec *Archaeolemur* 402
Fig. 74 — *Megaladapis* : position phylogénique parmi les LÉMURIFORMES 402

Source : MNHN, Paris

Fig. 75 — *Daubentonia* : encéphale — vue latérale externe gauche 409
Fig. 76 — Lémuriens : Schéma d'une coupe frontale du larynx 415
Fig. 77 — *Daubentonia* : répartition géographique 417
Fig. 78 — Indridés actuels et subfossiles, Archaeolemuridés, Megaladapinés (Lémuridés), Adapidés ; Daubentoniidés — Esquisse phylogénétique basée sur l'analyse factorielle 446
Fig. 79 — Indridés actuels, LÉMURIFORMES subfossiles et fossiles, Daubentoniides : Chronodendrogramme phylogénétique 447
Fig. 80 — LÉMURIFORMES : Analyse factorielle des correspondances — 179 observations — 33 variables — Diagramme simplifié 452
Fig. 81 — LÉMURIFORMES : Classification automatique par la variance 179 observations : 33 — variables — Dendrogramme simplifié 454
Fig. 82 — LÉMURIFORMES : Relations phylétiques basées sur l'analyse factorielle 456
Fig. 83 — Gisements subfossiles de Madagascar 458
Fig. 84 — Lémuriens : Analyse factorielle des correspondances — 175 observations — 8 variables orbitaires — Diagramme simplifié 463
Fig. 85 — Lémuriens : classification automatique par la variance — 175 observations — 8 variables orbitaires — Diagramme simplifié 465
Fig. 86 — Lémuriens : Analyse factorielle des correspondances — 175 observations — 15 variables du neurocrâne — Diagramme simplifié 469
Fig. 87 — Lémuriens ; Classification automatique par la variance — 175 observations — 15 variables du neurocrâne — Diagramme simplifié 471
Fig. 88 — Lémuriens : Analyses factorielle des correspondances — 175 observations — 33 variables — Diagramme simplifié 479
Fig. 89 — Lémuriens : classification automatique par la variance — 175 observations — 33 variables — Diagramme simplifié 481
Fig. 90 — Lémuriens : Relations phylétiques basées sur l'analyse factorielle chronologique 483
Fig. 91 — Lémuriens : Relations phylétiques basées sur l'anatomie comparée 484
Fig. 92 — Lémuriens : Répartition géographique 488
Fig. 93 — Prosimiens : Répartition stratigraphique et géographique des formes paléocènes et éocènes 489
Fig. 94 — Mammifères terrestres : Échanges faunistiques au début du Tertiaire entre l'Europe et l'Amérique du Nord 492
Fig. 95 — Lémuriens : Évolution paléo-biogéographique 495
Fig. 96 — Canal de Mozambique Nord 497
Fig. 97 — Océan Indien — Répartition des pressions au sol 499
Fig. 98 — Océan Indien — Répartition des courants 501
Fig. 99 — Océan Indien — Expansion du fond océanique 509
Fig. 100 — Océan Indien — Position relative en latitude de Madagascar par rapport à l'Afrique et l'Inde depuis le Crétacé supérieur, d'après les données du paléomagnétisme 511

Source : MNHN, Paris

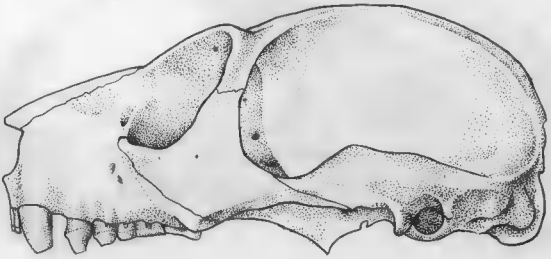
PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



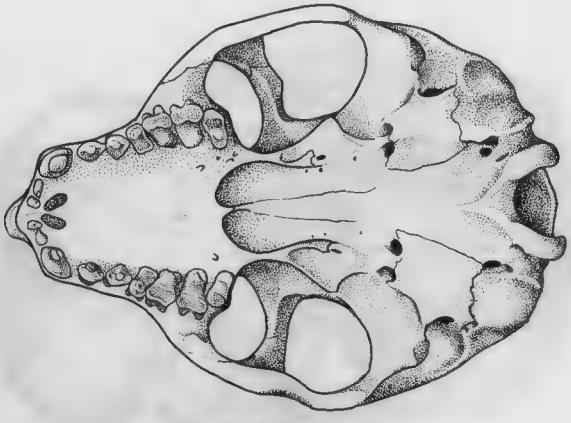
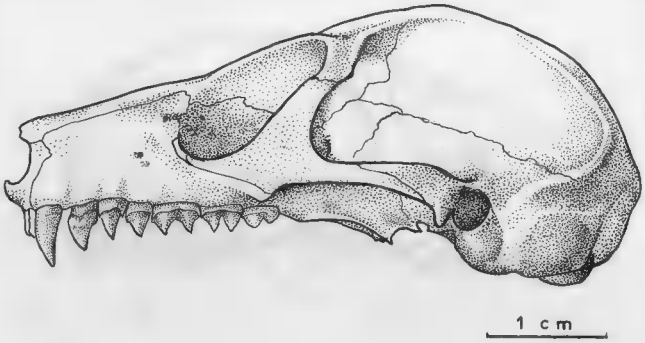


PLANCHE 1. — *Perodicticus potto edwardsi* Bouvier, 1879 ♂ âgé.
Crâne BM (NH) n° 98.5.4.10
norma lateralis, *norma basalis*.

Source : MNHN, Paris



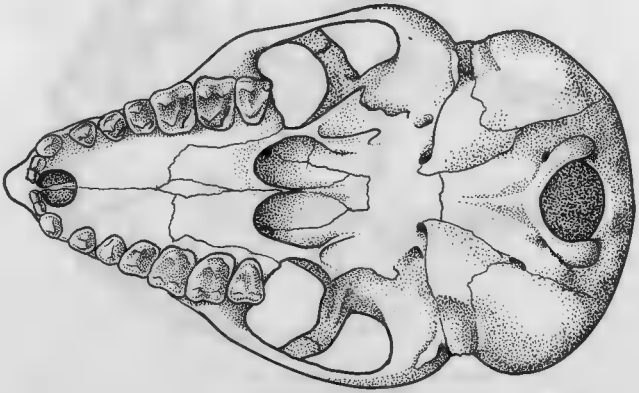


PLANCHE 2. — *Arctocebus calabarensis* Smith, 1860 ♂
Crâne BM (NH) n° 48.582
norma lateralis, *norma basalis*.

Source : MNHN, Paris

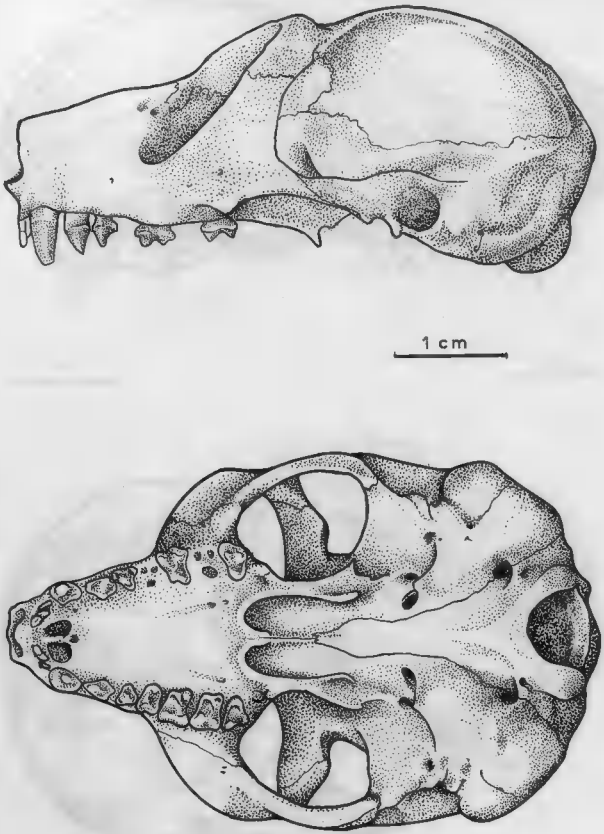
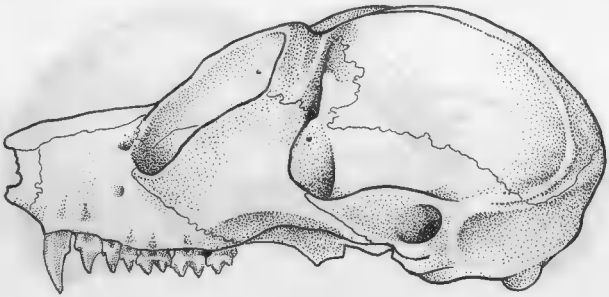


PLANCHE 3. — *Nycticebus coucang pygmaeus* Bonhote, 1907 ♂.
Crâne BM (NH) n° 8.11.1.6
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



1 cm

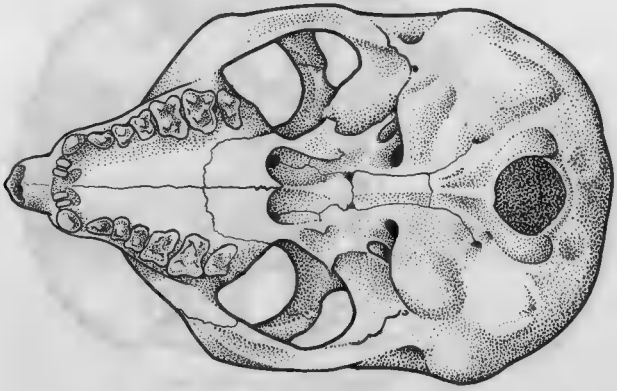
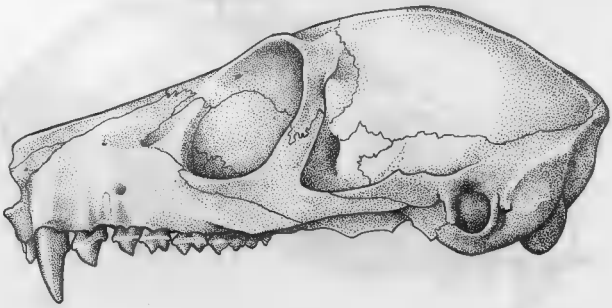


PLANCHE 4. — *Loris tardigradus lydekkerianus* Cabrera, 1908.
Crâne BM (NH) n° 66.3924
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



1 cm

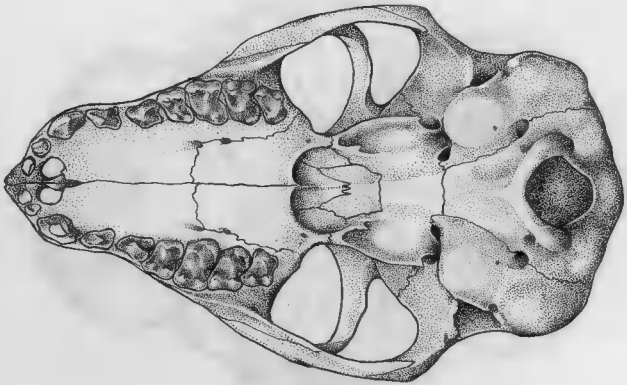
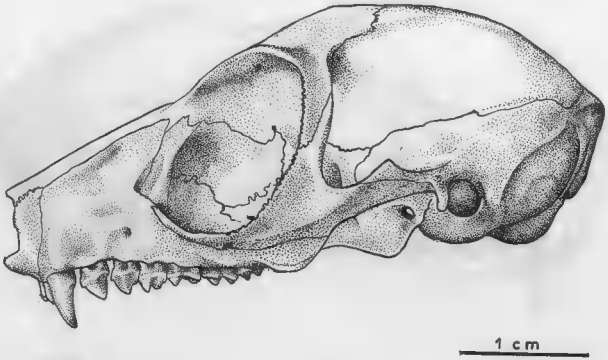


PLANCHE 5. — *Galago crassicaudatus monteiri* Cray, 1863 ♂.
Crâne BM (NH) n° 63.1054
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



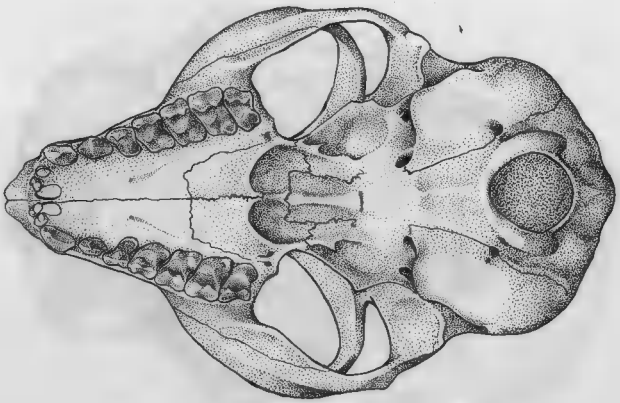


PLANCHE 6. — *Galago alleni* Waterhouse, 1837 ♂.
Crâne BM (NH) n° 1939.1305
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

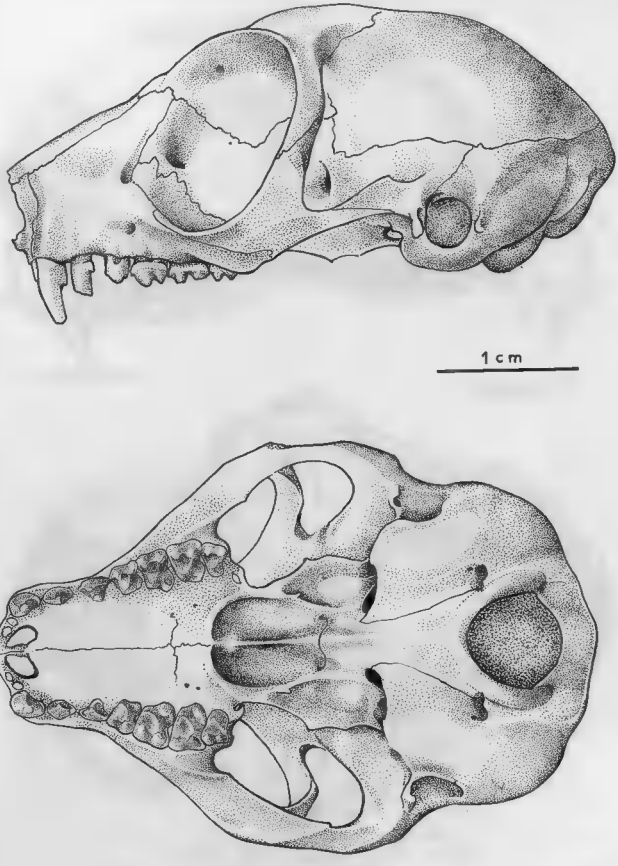


PLANCHE 7. — *Galago senegalensis senegalensis* Geoffroy, 1796 ♂.
Crâne BM (NH) n° 24.1.7.1
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

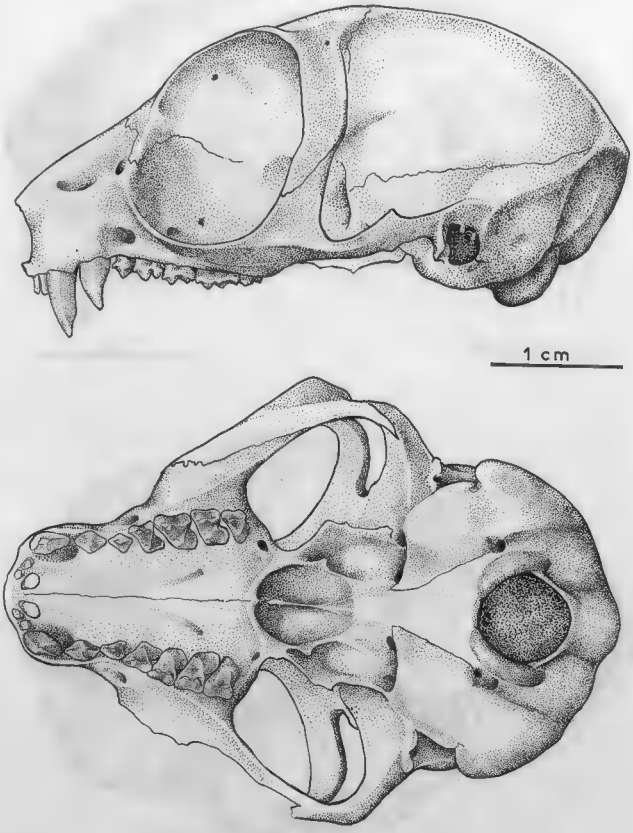
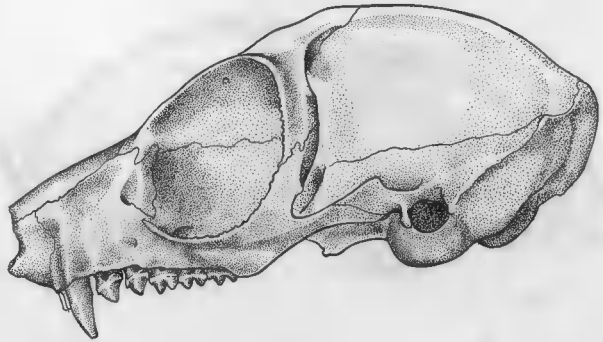


PLANCHE 8. — *Euoticus elegantulus pallidus* Le Conte, 1873 ♂.
Crâne BM (NH) nº 48.532
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



0,5 cm

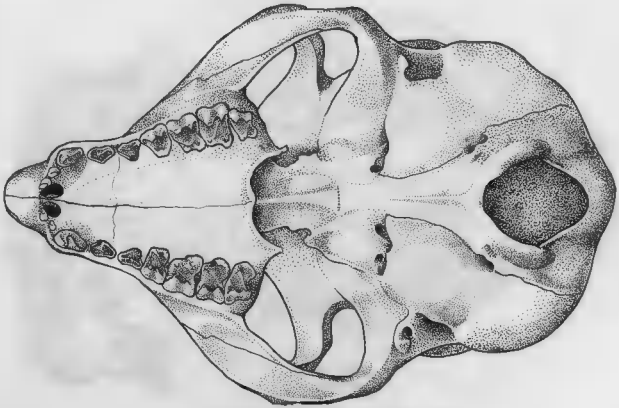
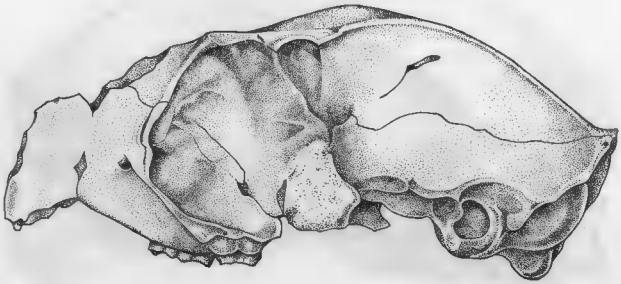


PLANCHE 9. — *Galagoides demidovii demidovii* Fischer, 1808 ♂.
Crâne BM (NH) nº 35.10.22.35
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



1 cm

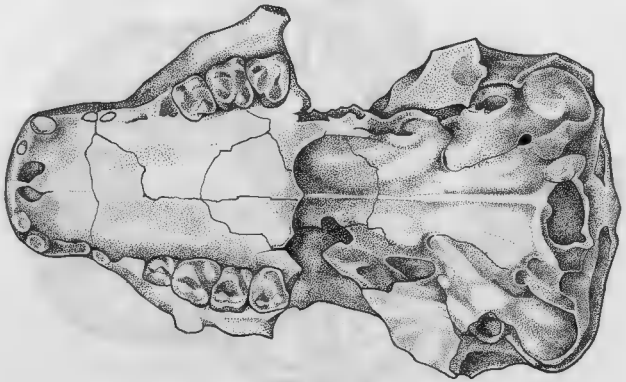


PLANCHE 10. — *Progalago dorae* Mc Innes, 1943.
Norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

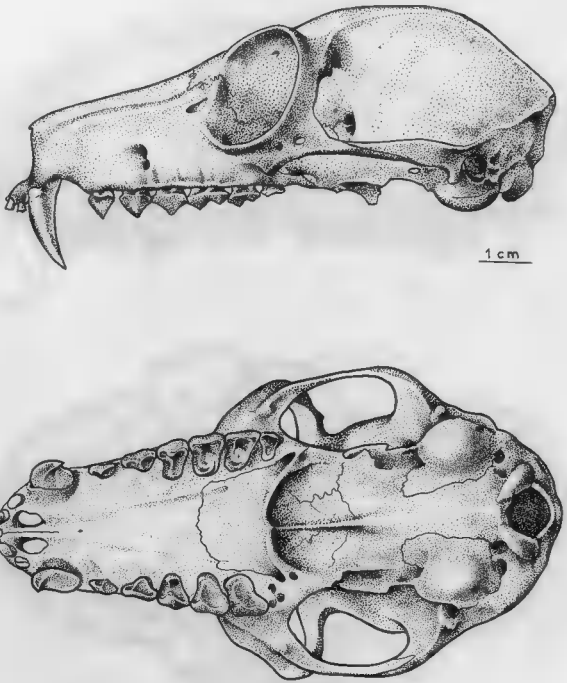
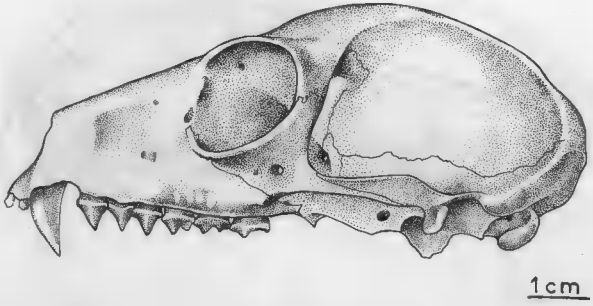


PLANCHE 11. – *Varecia variegata* Kerr, 1792.
Crâne AM n° 1007.11
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



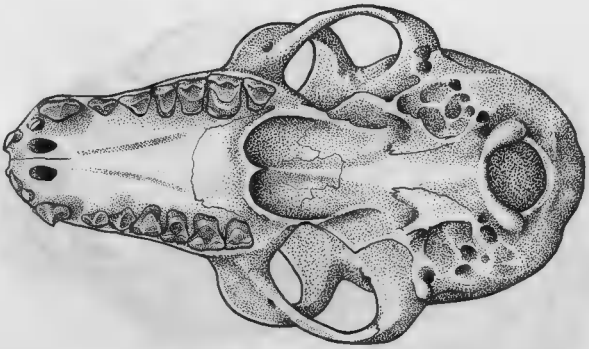


PLANCHE 12. — *Lemur catta* Linnaeus, 1758.
Crâne AM n° 1.3.0.7.2
norma lateralis, *norma basalis*.

Source : MNHN, Paris

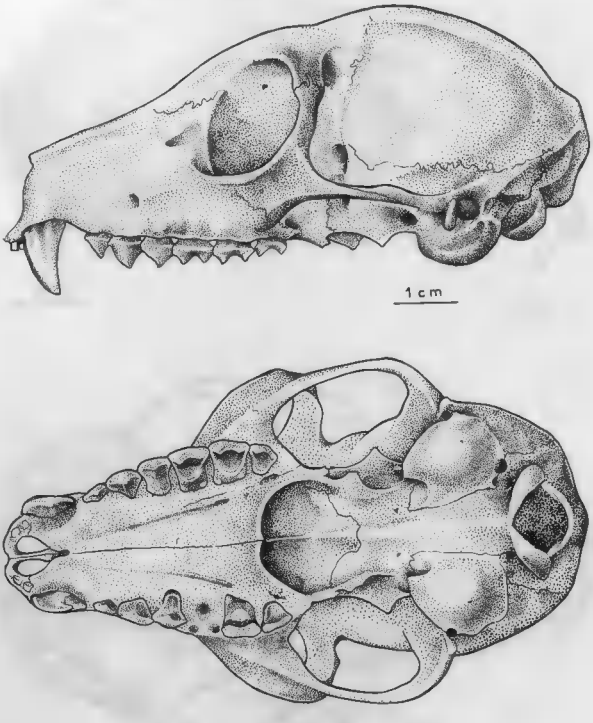
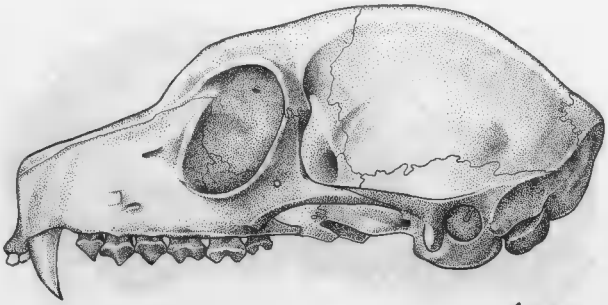


PLANCHE 13. — *Lemur macaco macaco* Linnaeus, 1766 ♂.
Crâne BM (NH) n° 35.1.8.63
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



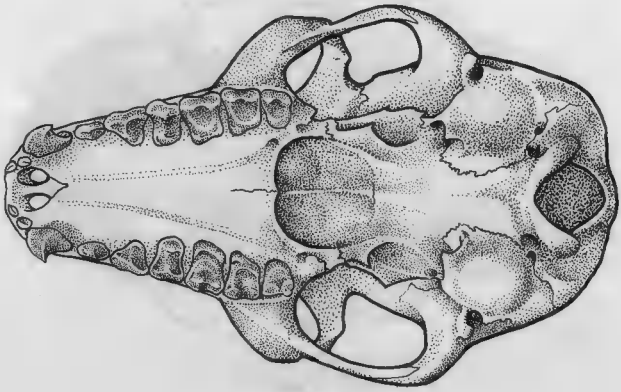


PLANCHE 14. — *Lemur mongoz* Linnaeus, 1766.
Crâne BM (NH) n° 1939, 1274
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

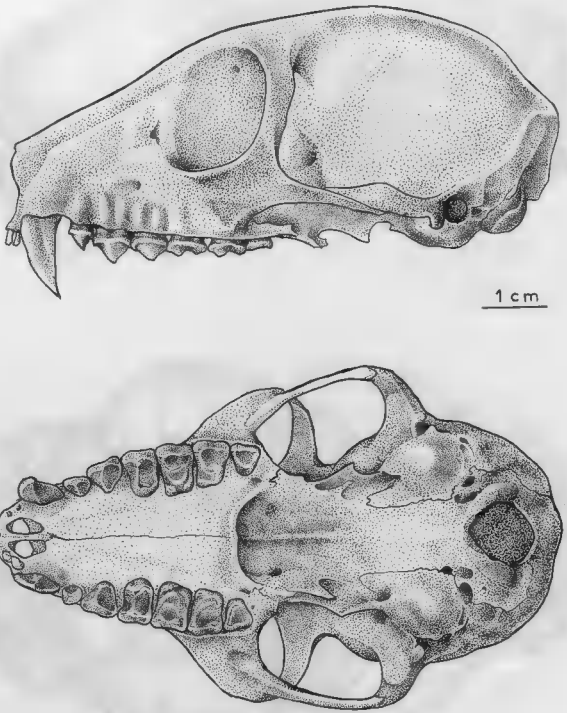


PLANCHE 15. — *Lemur rubriventer* Geoffroy, 1850.
Crâne BM (NH) 97.9.1.8
norma lateralis, *norma basalis*.

Source : MNHN, Paris

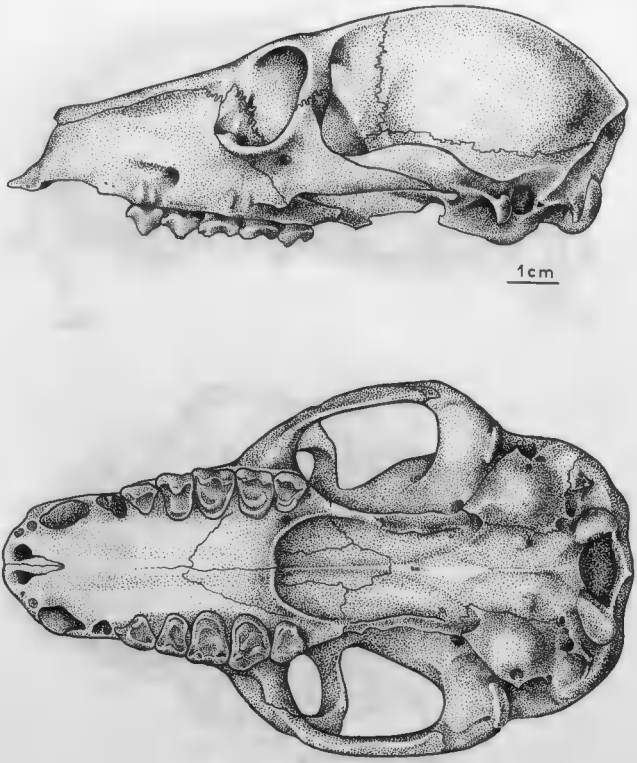


PLANCHE 16. — *Pachylemur jullyi* Standing, 1904.
Crâne AM n° 1.11.0.0
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

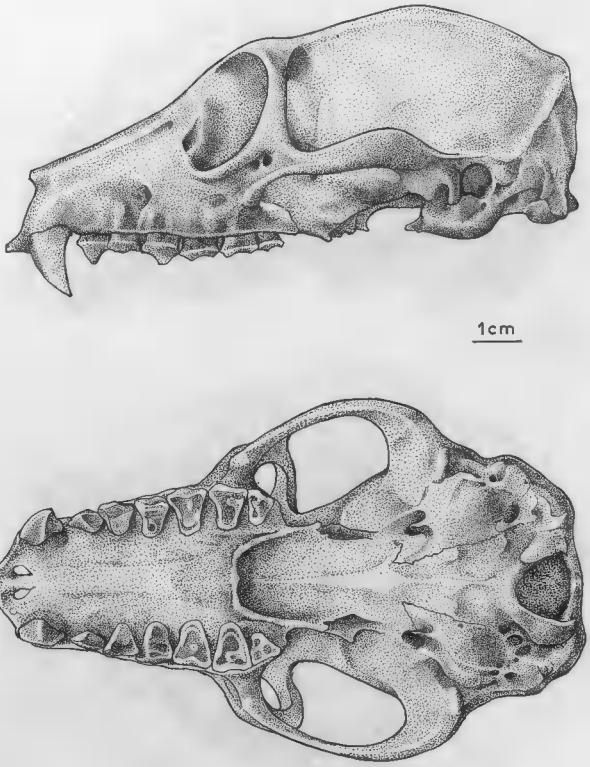
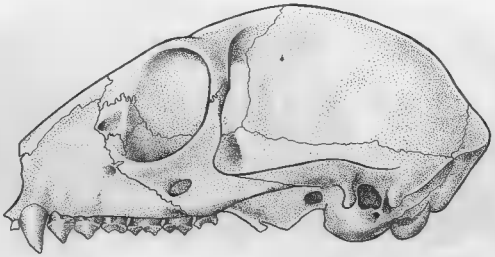


PLANCHE 17. — *Pachylemur insignis* Filhol, 1895.
Crâne AM nº 1.11.02.33
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



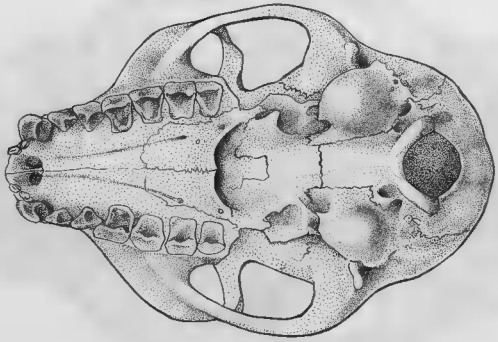


PLANCHE 18. — *Hapalemur griseus olivaceus* Geoffroy, 1821 ♂.
Crâne BM (NH) n° 35.1.8.129
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

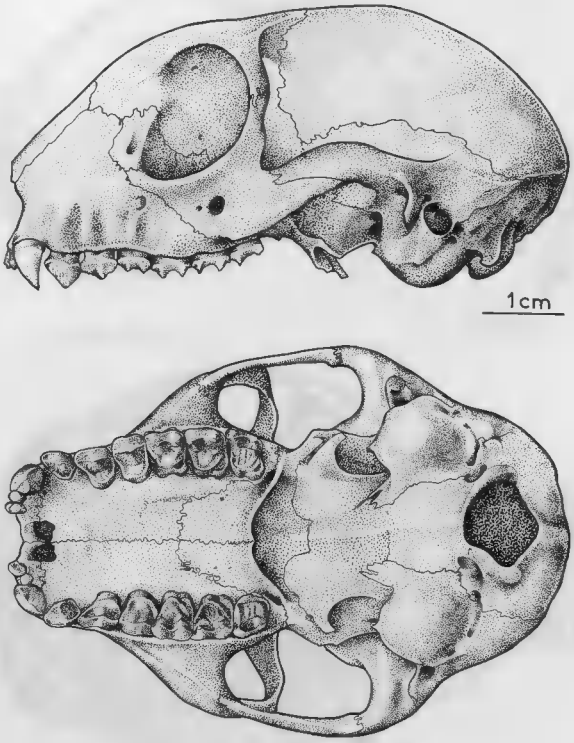
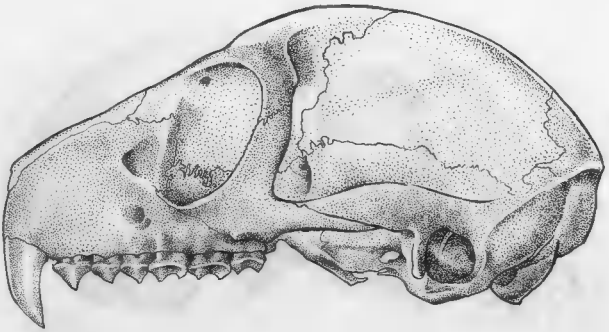


PLANCHE 19. — *Hapalemur simus* Gray, 1870.
Crâne BM (NH) nº 84.10.20.4
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



1 cm

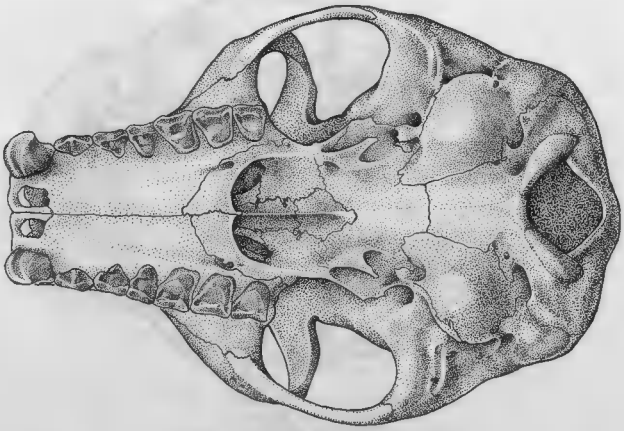
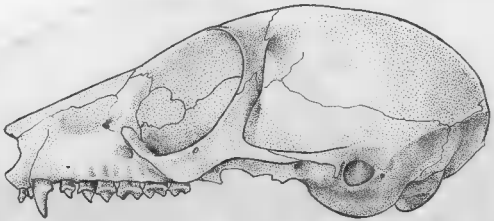


PLANCHE 20. — *Lepilemur ruficaudatus* Grandidier, 1867 ♂.
Crâne BM (NH) n° 35.1.8.143
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



0,5 cm

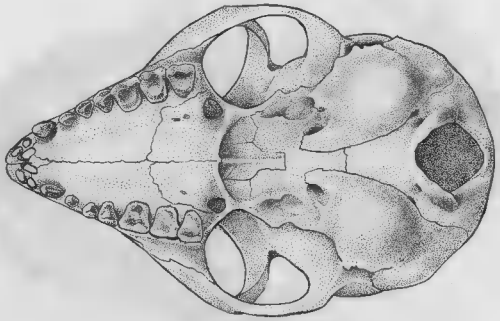
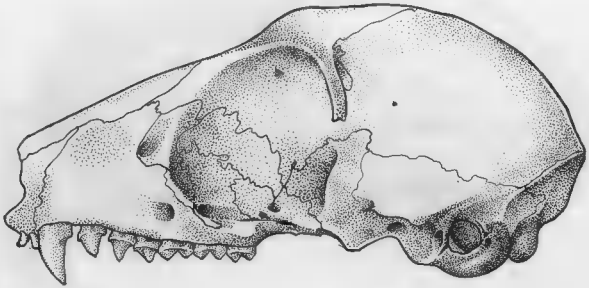


PLANCHE 21. — *Microcebus murinus* Miller, 1777.
Crâne BM (NH) n° 55.12.26.281
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



1 cm

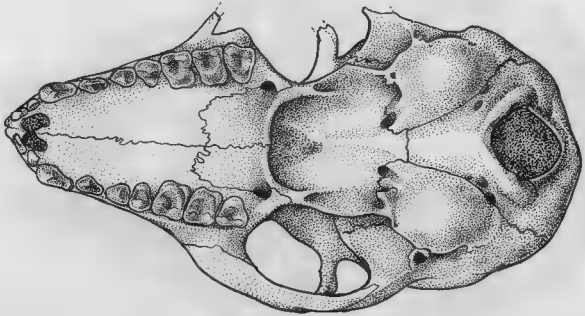


PLANCHE 22. — *Microcebus coquereli* Grandidier, 1867.
Crâne BM (NH) n° 70.1.28.3
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

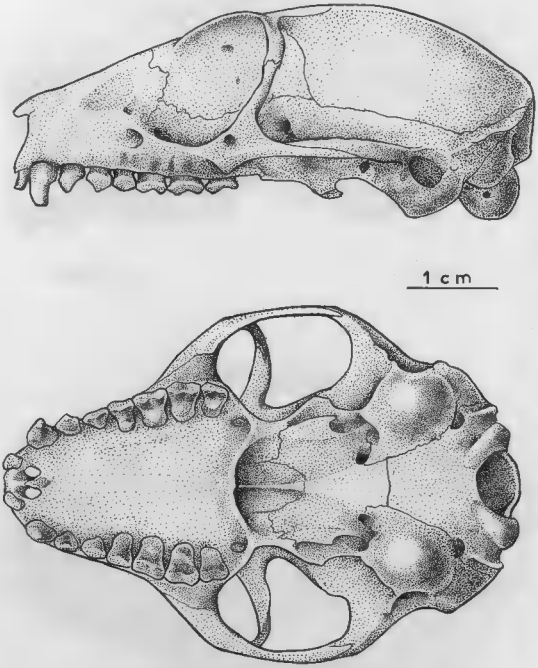


PLANCHE 23. — *Cheirogaleus major* E. Geoffroy, 1812 ♂.
Crâne BM (NH) nº 85.10.8.1
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

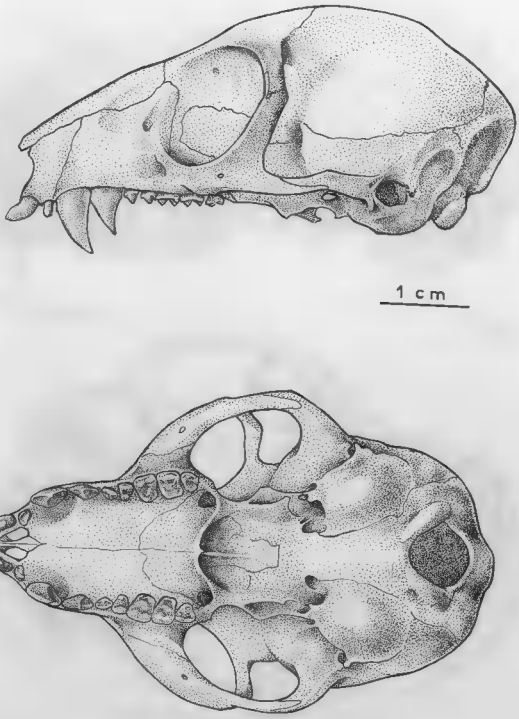
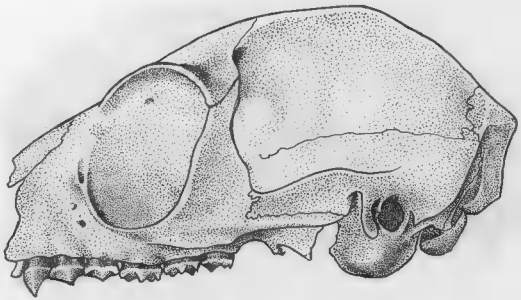


PLANCHE 24. -- *Phaner furcifer* Blainville, 1841 ♀
Crâne BM (NH) n° 48.1931
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



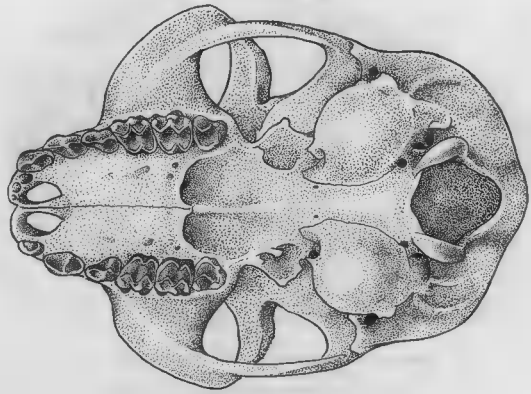


PLANCHE 25. — *Lichanotus laniger* Gmelin, 1788 ♂.
Crâne BM (NH) n° 35.1.28
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

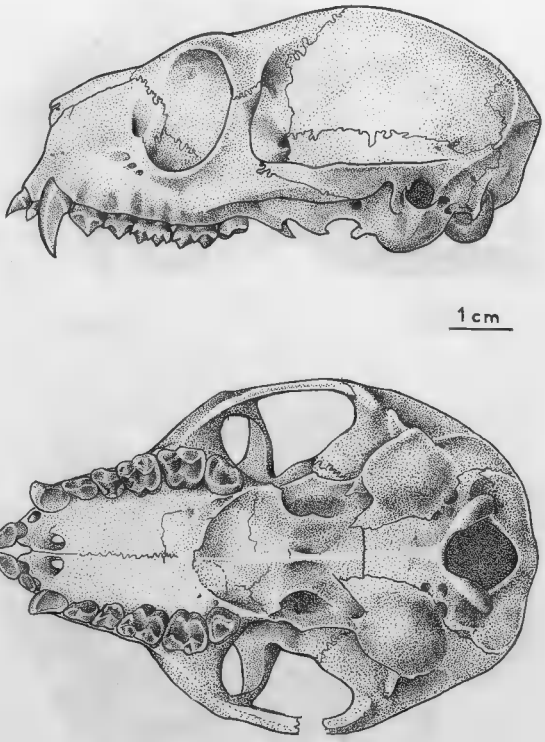


PLANCHE 26. — *Propithecus diadema diadema* Bennett, 1832 ♀.
Crâne BM (NH) n° 35.1.8.7
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

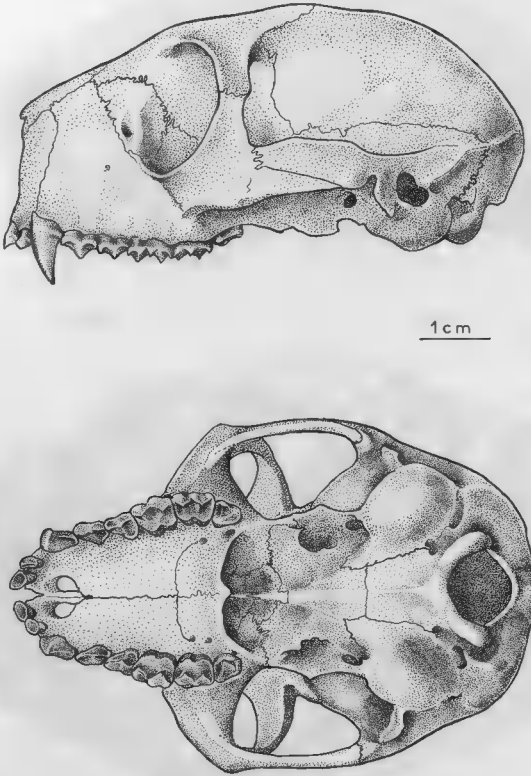
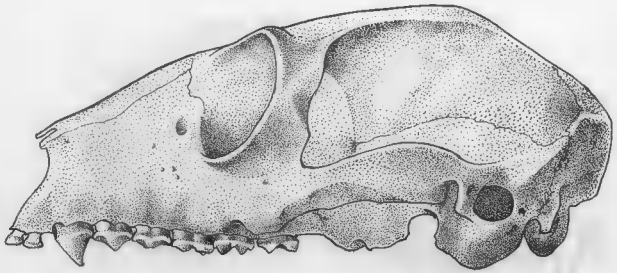


PLANCHE 27. — *Propithecus verreauxi deckeni* Peters, 1870 ♂.
Crâne BM (NH) n° 35.1.8.15
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



1 cm

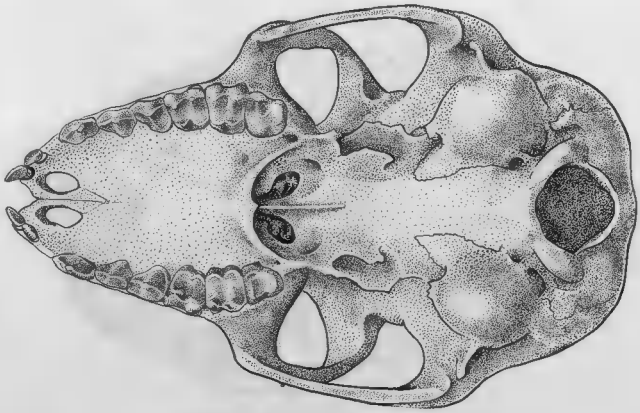
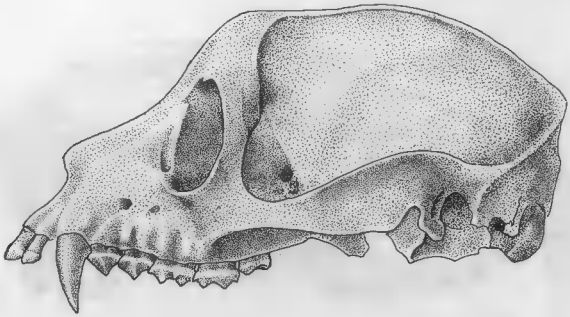


PLANCHE 28. – *Indri indri* Gmelin, 1788 ♂.
Crâne BM (NH) n° 25.8.3.12
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



1cm

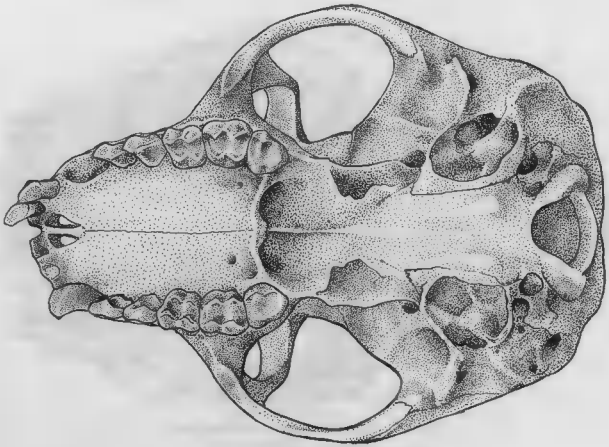


PLANCHE 29. — *Mesopropithecus globiceps* Lamberton, 1936.
Crâne AM nº 21.10.0213
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

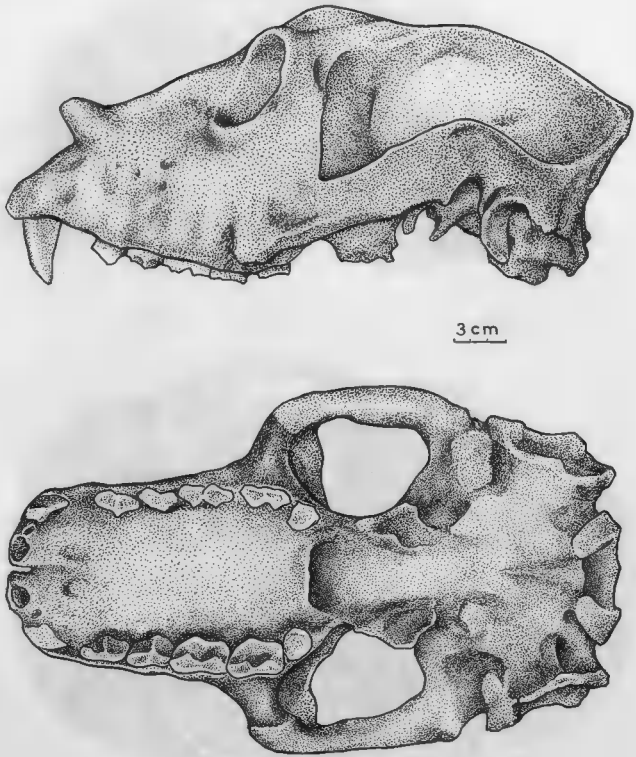
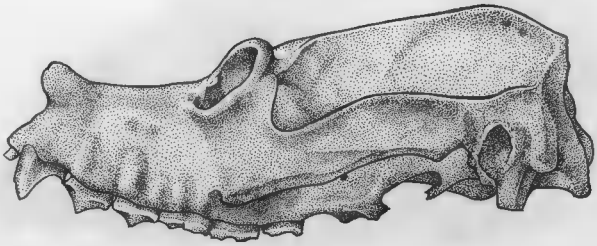


PLANCHE 30. — *Archaeoindris fontoynonti* Standing, 1908.
Crâne AM n° 42100813
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris



1cm

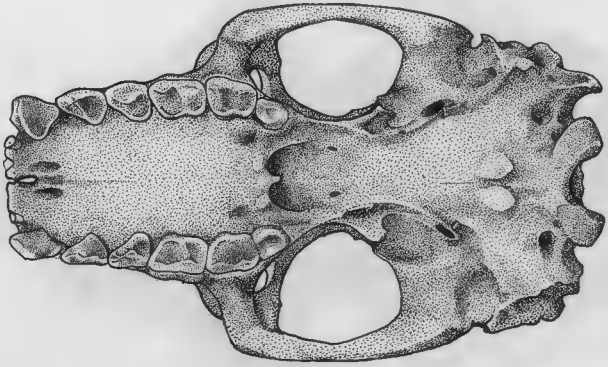


PLANCHE 31. — *Palaeopropithecus maximus* Standing, 1903.
Crâne AM nº 41200293.
Norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

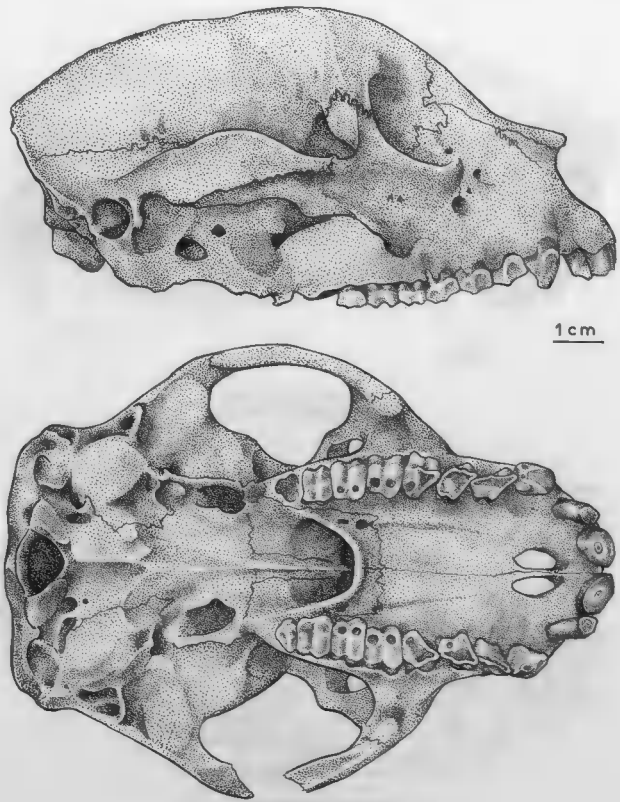


PLANCHE 32. — *Archaeolemur edwardsi* Filhol, 1895.
Crâne (AM) nº 31102633
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

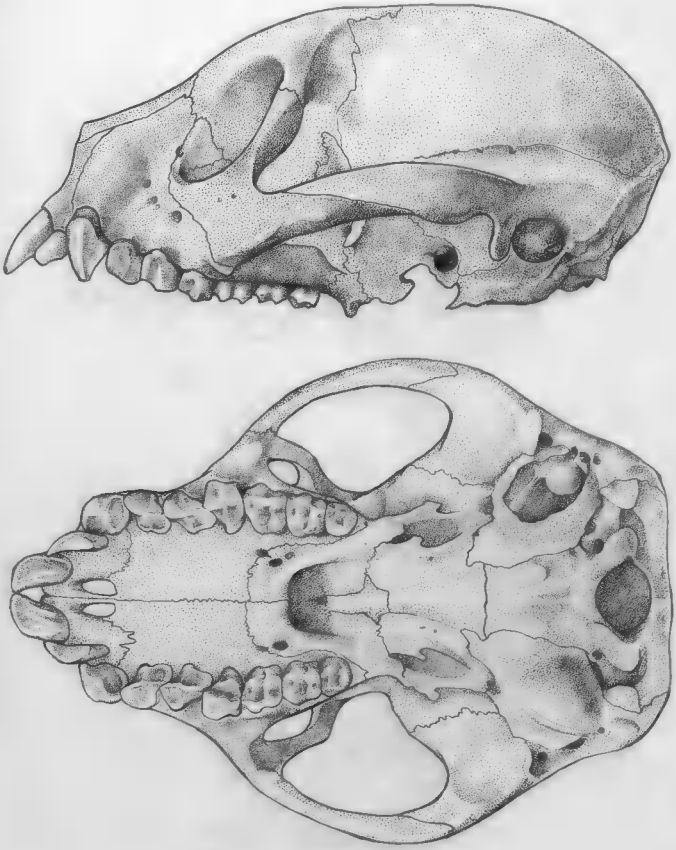


PLANCHE 33. — *Archaeolemur majori* Filhol, 1895.
Crâne AM n° 31200273
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

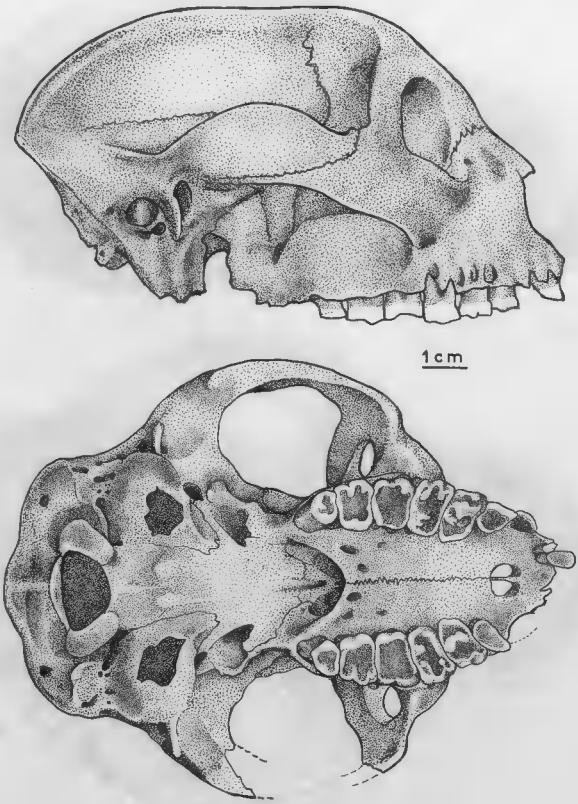


PLANCHE 34. — *Hadropithecus stenognathus* Lorenz, 1899.
Crâne AM nº 32100813
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

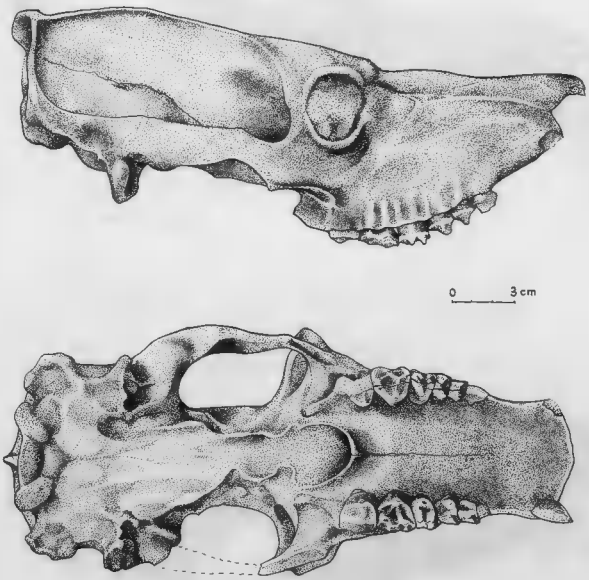


PLANCHE 35. — *Megaladapis grandidieri* (Standing), 1903.
Crâne (AM) n° 51303233
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

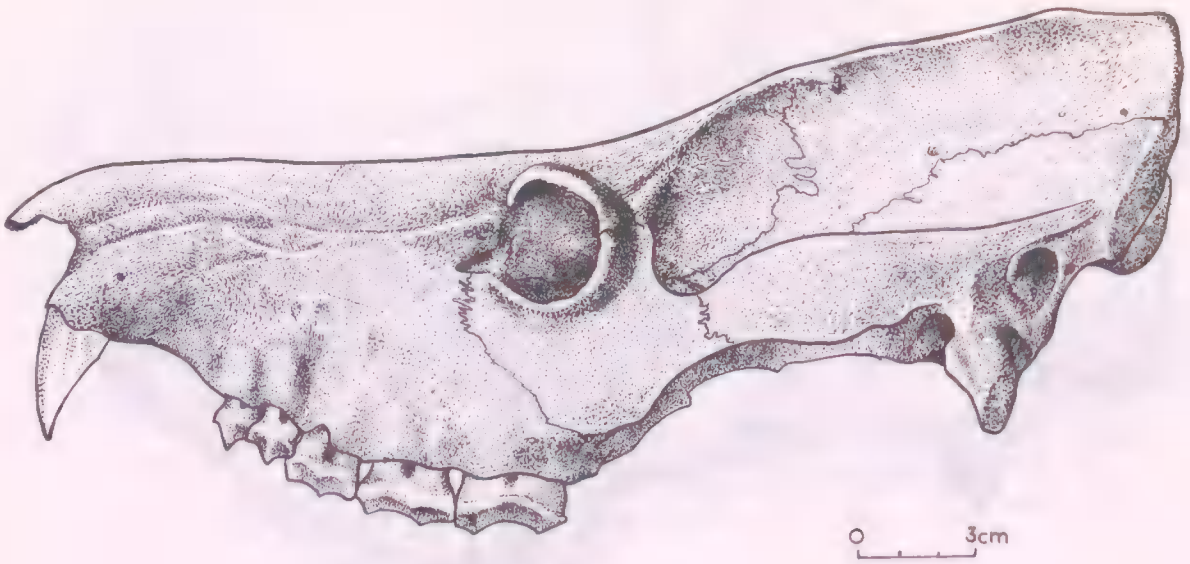


PLANCHE 36. — *Megaladapis edwardsi* (Grandidier), 1889.
Crâne AM nº 512022
norma lateralis, norma basalis.

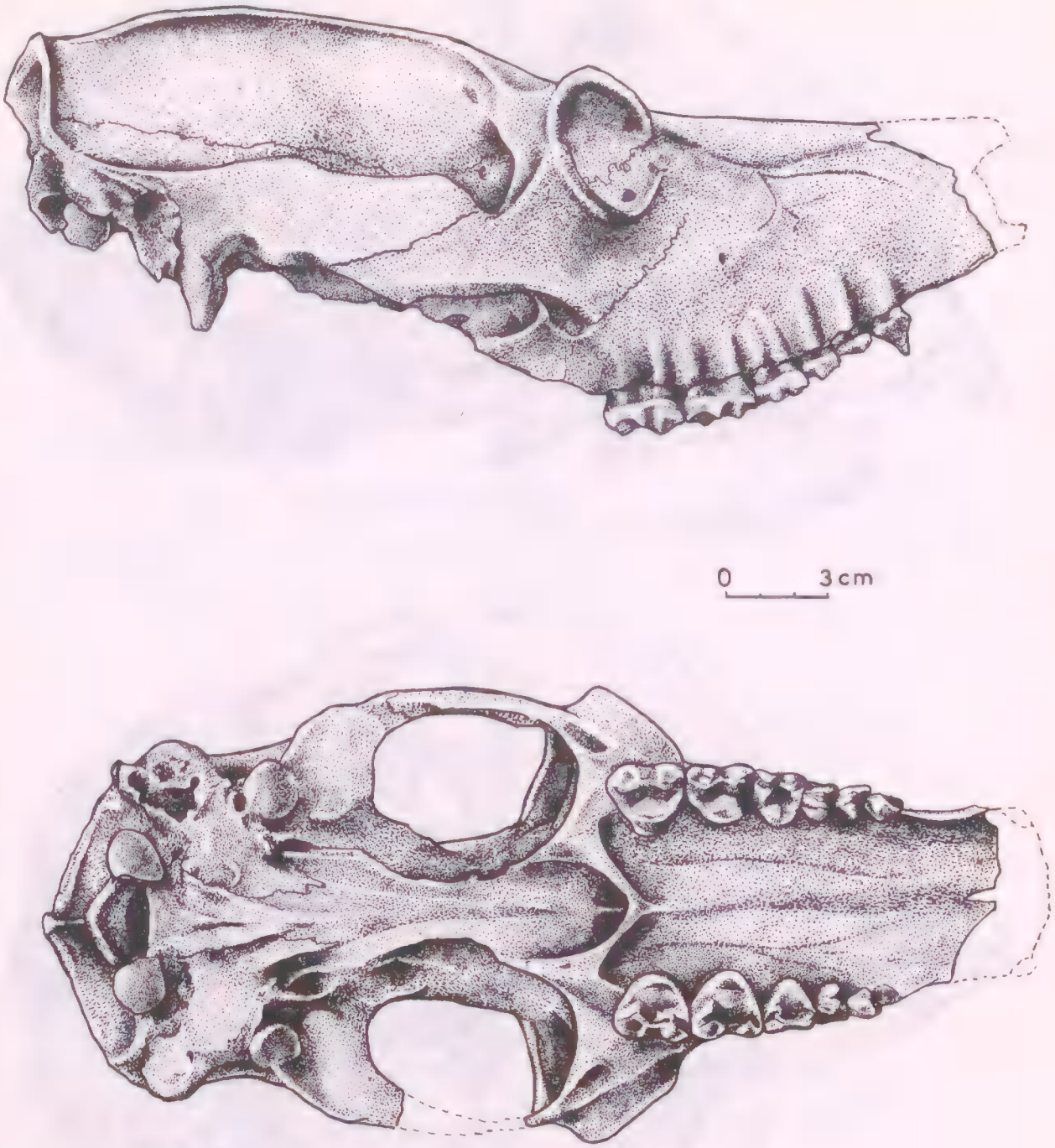


PLANCHE 37. — *Megaladapis madagascariensis* Forsyth-Major, 1894.
Crâne (AM) n° 51101213
norma lateralis, norma basalis.

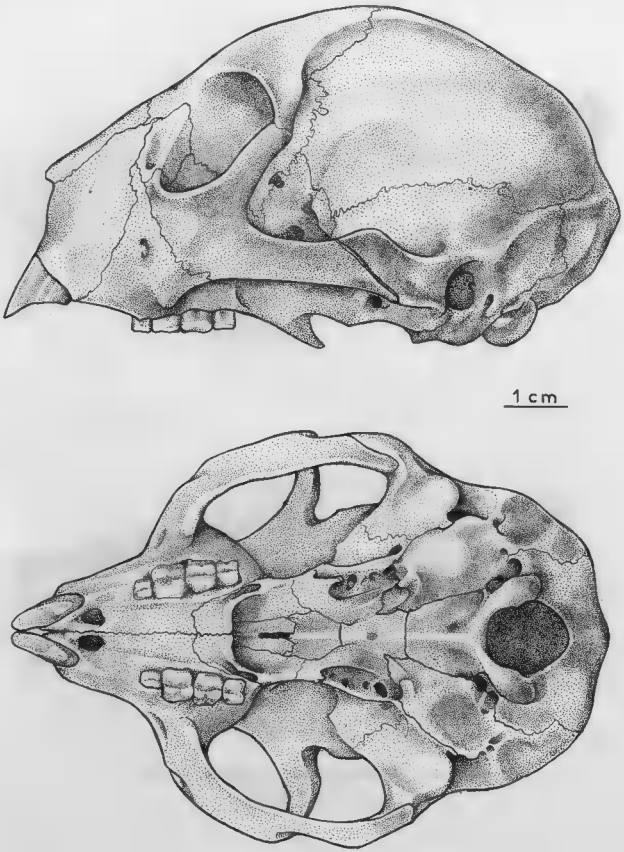


PLANCHE 38. — *Daubentonia madagascariensis* (Gmelin), 1788.
Crâne BM (NH) nº 88.2.18.2
norma lateralis, norma basalis.

Source : MNHN, Paris

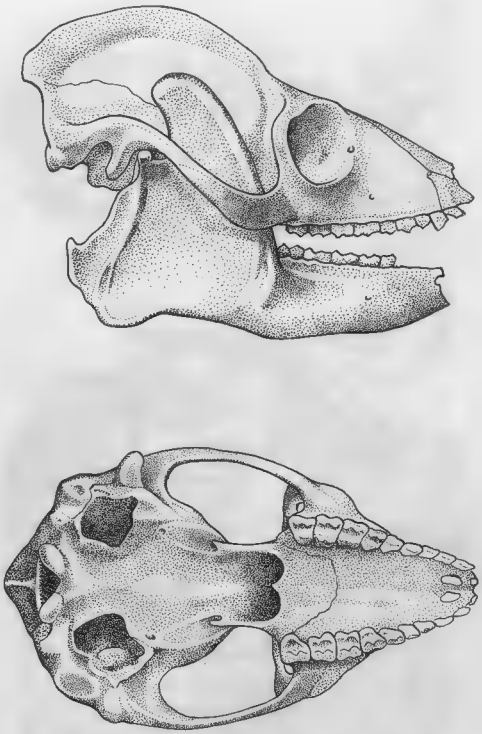


PLANCHE 39. — *Adapis parisiensis* Blainville, 1841.
Crâne MNHNP
d'après FILHOL, 1883.

Source : MNHN, Paris

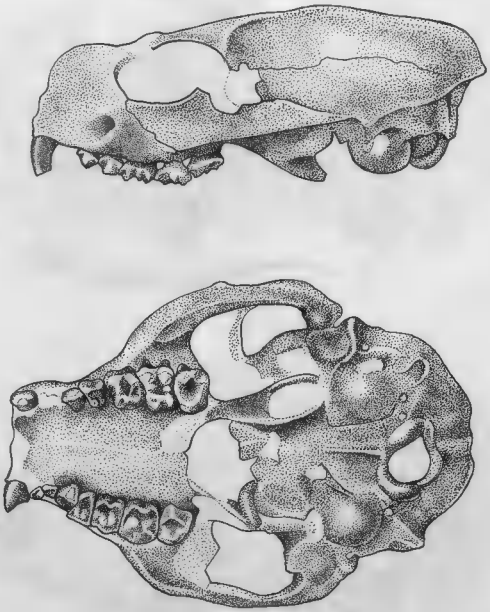
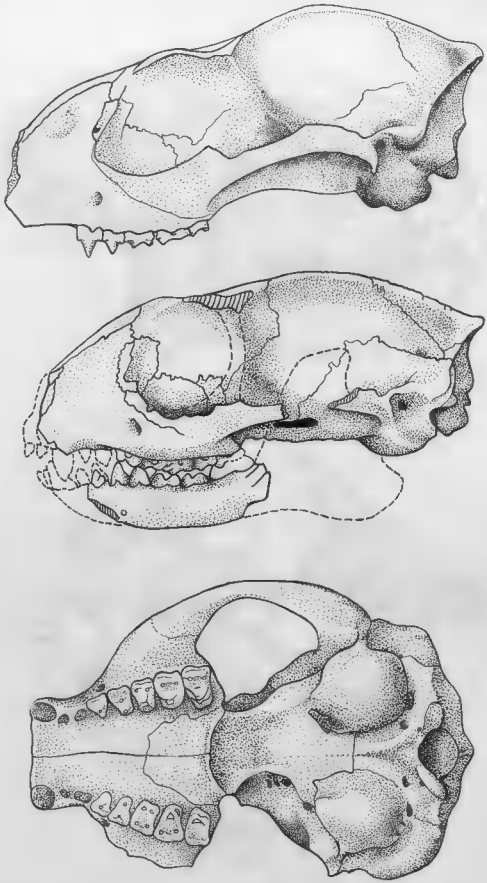


PLANCHE 40. — *Notharctus tenebrosus* Leidy, 1870.
Crâne USNM n° 21864
norma lateralis, *norma basalis*
d'après GAZIN, 1958.

Source : MNHN, Paris



C

PLANCHE 41. — *Pronycticebus gaudryi* Grandidier, 1904.
Crâne MNHNP n° 1893-11 — Type
norma lateralis — *Norma basalis*.
A et C d'après LE GROS CLARK, 1934.
B reconstitution de SIMONS (1962).

Source : MNHN, Paris

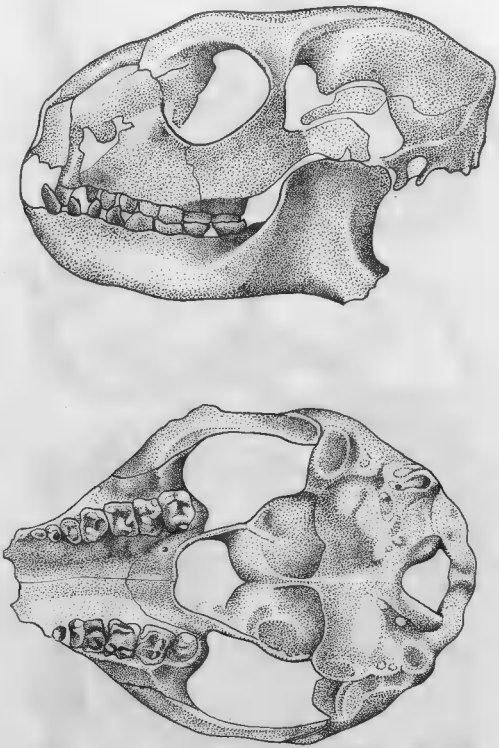


PLANCHE 42. — *Smilodectes gracilis* Marsh, 1871
norma lateralis — crâne USNM n° 21815,
norma basalis — crâne USNM n° 17994
d'après GAZIN, 1958.

Source : MNHN, Paris

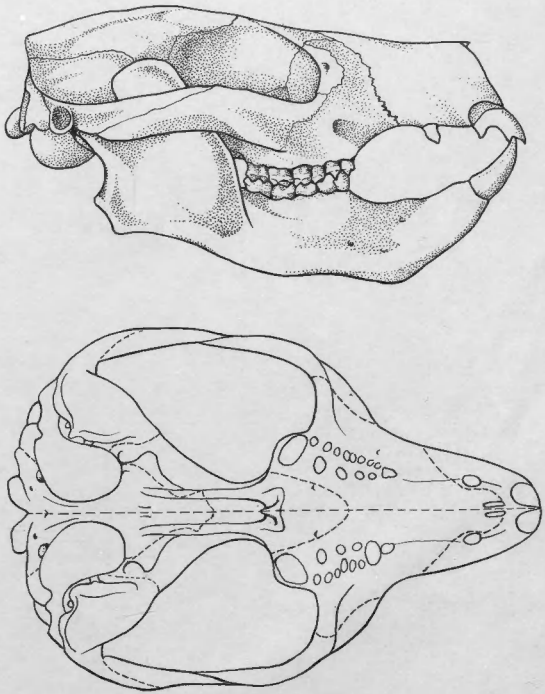


PLANCHE 43. — *Plesiadapis tricuspidens* Gervais, 1877.
Crâne CR 125
norma lateralis, norma basalis
d'après une reconstitution de RUSSEL, 1964.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 020 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

13 MAI 1976

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).
Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).
Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).
Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).
Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).
Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).
Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.
Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.
Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.
Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1882 ; échange.
Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.
Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.
Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.
Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.
Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.
Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon; 75005 Paris ; depuis 1963.
Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris